AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

BEITRAG ZUR KENNTNIS VON PERIGONIMUS CIDARITIS WEISMANN UND GEMMARIA IMPLEXA VAR. NEAPOLITANA HARGITT

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT

VON

ERICH BRÜCKNER
AUS OSCHATZ

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

MIT 24 FIGUREN IM TEXT UND 2 TAFELN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1914

Inhalt.

Seite

Einleitung 446
Technische Vorbemerkungen 447

Teil I: *Perigonimus Cidaritis* Weismann . . . . . 448—460
1. Historisches 448
2. Biologie 450
3. Die Architektonik der Kolonie 452
4. Der Ammenpolyp 452
5. Die Meduse 454
6. Die Knospung der Geschlechtsgeneration 455
7. Systematik 458
8. Schlußwort 460

Teil II: *Gemmaria implexa* var. *neapolitana* Hargitt . . . 460—502
1. Historisches 460
2. Biologie 462
3. Die Architektonik der Kolonie 463
4. Der Polyp 463
a. Die Hydrorhiza 463
Histologie 464
b. Der Hydrocaulus 465
Histologie 466
c. Das Hydranthenköpfchen 467
Histologie 468
5. Die Nesselzellen 470
a. Bildungsphase 470
b. Wanderphase 471
aa. Die Art und Weise der Bewegung 473
bb. Der Bewegungsreiz 474

Seite
c. Morphologie und Histologie der Wandercniden 475
d. Aufstellung der Cniden am Verbrauchsorte 478
e. Der Einfluß der Muskulatur auf den Entladungsvorgang der Cnide 484
6. Die Meduse 485
7. Die Knospung der Geschlechtsgeneration 492
8. Die Bildung der Gonaden 496
Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 499
I. Polyp 499
II. Meduse 500
Literaturverzeichnis 502
Erklärung der Abbildungen 503

Einleitung.

Während eines dreimonatlichen Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel, der mir dank der liebenswürdigen Verwendung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Chun-Leipzig, im Frühjahr 1912 ermöglicht wurde, nahm ich Gelegenheit, die äußerst interessante und reichhaltige Hydroidenfauna des Golfes zu studieren. Aus der Fülle des Materials, das mir infolge der günstigen Jahreszeit, während der die Untersuchungen ausgeführt wurden, zur Verfügung stand, seien zwei Formen herausgegriffen, die ich meinen Ausführungen zugrunde legen möchte: *Perigonimus Cidaritis* Weismann und *Gemmaria implexa* var. *neapolitana* Hargitt. Wenn auf diese beiden Arten meine Wahl fiel, so geschah dies aus der Überzeugung heraus, daß gerade hier eine eingehende Bearbeitung am Platze sei. Außerdem stellten sich den Beobachtungen früherer Autoren gegenüber einige Abweichungen heraus, die späterhin Erwähnung finden werden.

Ich untersuchte die beiden Genera nach den verschiedensten Richtungen hin, stellte biologische, morphologische und entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen an. Mein Hauptinteresse galt jedoch histologischen Erörterungen; namentlich wurden die Nesselzellen von *Gemmaria* eingehenden Studien unterworfen, wozu sich gerade dieses Objekt wegen der Reichhaltigkeit und Größe der Cniden in vorzüglicher Weise eignet.

Bevor ich zum eigentlichen Thema meiner Arbeit schreite, ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Chun für die Anregung zu dieser Arbeit und sein stetes Interesse, das er meinen Untersuchungen in so liebenswürdiger Weise entgegenbrachte, meinen Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdozent Dr. Steche bin ich für die För-

derung meiner Arbeit verbunden. Meine Untersuchungen wurden fernerhin wesentlich erleichtert durch die weitgehende Unterstützung, die mir von seiten der Zoologischen Station zuteil wurde. Für das rege Interesse, das die Neapler Herren, insbesondre Herr Professor Dr. Cerruti, an meinen Studien nahmen, indem sie unermüdlich für Beschaffung des Materials Sorge trugen, sei auch ihnen bestens gedankt.

Technische Vorbemerkungen.

Ehe ich zum ersten Teil meiner Arbeit, der Beschreibung von *Perigonimus Cidaritis* Weismann übergehe, sei es mir gestattet, einige kurze Bemerkungen technischer Art vorauszuschicken. Ein großer Teil der Beobachtungen wurde am lebenden Material angestellt. Die Kolonien, die, soweit dies möglich war, auf ihrem natürlichen Sitz belassen wurden, fanden in größeren Schalen Aufnahme, die täglich mit frischem, gleichtemperierten Seewasser versehen wurden. Trotz der veränderten Lebensbedingungen hielten sich die Polypen ausgezeichnet und knospten in reichem Maße Geschlechtstiere, die sich nach kurzer Zeit als wohlentwickelte Medusen loslösten. Als Nahrung wurden ihnen Nauplien von *Balanus perforatus* gereicht, die sehr gern angenommen wurden. Weit schwieriger gestalteten sich die Verhältnisse bei den Medusen. Auch sie wurden zu wenigen vereint in besonderen Gefäßen aufbewahrt und täglich in frisches Seewasser gebracht. Während die Polypen jedoch reichlich Nahrung zu sich nahmen und sehr gut gediehen, war die Nahrungsaufnahme der Medusen eine äußerst spärliche, sodaß die Tiere nur kurze Zeit am Leben erhalten werden konnten.

Als Konservierungsmittel wurde hauptsächlich ein Gemisch von Sublimat und Eisessig in warmer oder kalter Lösung angewandt, nachdem vorher die Objekte durch Zusatz weniger Tropfen einer 1%igen Chloralhydrat- oder Cocainlösung betäubt worden waren. Auch 1%ige Osmiumsäure und Flemmings starkes Gemisch wurden mit Erfolg zur Anwendung gebracht. Wenn es sich darum handelte, die äußere Form der Medusen gut zu erhalten, so benutzte ich zum Abtöten 10%ige Formollösung und führte die Tiere nach kurzer Zeit in 2—3%iges Formol über. In Alkohol schrumpften die konservierten Polypen und Medusen zumeist stark zusammen. Diesem Übelstande suchte ich dadurch abzuhelfen, daß ich die zarten und empfindlichen Objekte ganz langsam in der Alkoholreihe aufwärts führte. Das Verfahren bewährte sich recht gut und gab namentlich bei der Überführung des Materials

aus absolutem Alkohol in Benzol oder Nelkenöl zufriedenstellende Resultate.

Die feineren Objekte wurden zwecks besserer Orientierung und Schnittführung in Nelkenöl-Collodium eingebettet; bei größeren wurde die einfache Paraffinbehandlung zur Anwendung gebracht.

Als Färbemittel benutzte ich Hämalaun, Delafields Hämatoxylin und Heidenhains Eisenhämatoxylin. Letzteres leistete mir ganz vorzügliche Dienste und lieferte namentlich bei der Färbung der Nesselzellmuskulatur recht gute Bilder. Alle drei Farbstoffe wurden mit Orange kombiniert, das bekanntlich die Stützlamelle in prägnanter Weise färbt.

Teil I.

Perigonimus Cidaritis Weismann.

1. Historisches.

Kein Geringerer als Weismann (28) berichtet in seiner berühmten Abhandlung über »Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« das erstemal von dieser interessanten Form, die er im Frühjahr 1882 im Golf von Neapel, 30 bis 35 m tief, auf den Stacheln von *Cidaris papillata* entdeckte. Duplessis (9) erwähnt bereits 1880 einen *Perigonimus*, der ebenfalls *Cidaris papillata* besiedelte. Er hielt ihn jedoch für identisch mit einer von Alder beschriebenen Form und nannte ihn deshalb »*Perigonimus linearis* Alder«. Weismann vermutet, daß der französische Forscher auch *Perigonimus Cidaritis* vor sich hatte und nur verkannte, daß eine neue Species vorlag. Seiner Meinung nach stimmt diese Form mit der Alderschen keinesfalls überein, sondern stellt eine neue Species dar, für die er nach ihrem häufigsten Wohnsitz auf *Cidaris* den Namen *Perigonimus* »*Cidaritis*« vorschlägt. Zweifellos hat der Neapler Hydroid, den Weismann auffand, nichts mit dem Alderschen Polypen gemeinsam, beide weichen vielmehr in verschiedenen Punkten erheblich voneinander ab. Insbesondre fehlt der englischen Species die für *Perigonimus Cidaritis* so charakteristische Schlammhülle, die alle Teile der Kolonie überzieht. Außerdem weisen die Geschlechtstiere markante Unterschiede auf, die eine Vereinigung beider Formen kaum zulassen dürften. Besitzt doch die Meduse von *Perigonimus Cidaritis* vier wohl ausgebildete, verzweigte Mundgriffel am Manubrium, die der Alderschen Qualle vollkommen fehlen. Fraglich ist jedoch, ob Weismanns und Duplessis' Kolonien als identisch bezeichnet werden dürfen. Sollte der französische Forscher diese Unterschiede gänz-

lich übersehen haben? Dies erscheint mir wenig glaubhaft. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß es doch Stöckchen von *Perigonimus linearis* waren, die seinen Untersuchungen zugrunde lagen, da er sonst wohl sicher die abweichenden Charaktere erwähnt hätte. Aus der kurzen Beschreibung, die er von der Form gibt, kann man keinesfalls schließen, daß die Weismannsche Species vorgelegen hat. Es macht mir den Eindruck, als sei Weismann vor allem dadurch bestimmt worden, die beiden Hydroiden für identisch anzusehen, weil sie auf demselben Tiere angesiedelt waren. Leider habe ich versäumt, *Cidaris papillata* auf Polypen hin zu untersuchen. Es wäre doch sehr wohl denkbar, daß auf diesem Echinoiden mehrere *Perigonimus*-Formen vorkommen, wie ich dies beispielsweise bei *Aphrodite aculeata* feststellen konnte, wo neben *Perigonimus Cidaritis* noch Kolonien von *Perigonimus repens* seßhaft waren. Ich glaube darum nicht fehlzugehen in der Annahme, daß das Verdienst der Entdeckung von *Perigonimus Cidaratis* nicht Duplessis, sondern Weismann gebührt.

Die Exemplare, die meinen Untersuchungen zugrunde lagen, stammen ebenfalls aus dem Neapler Golf und wurden in einer Tiefe von 50—150 m angetroffen, wo sie den Polychät *Aphrodite aculeata* besiedelten. Die Kolonien stimmen im wesentlichen mit denen Weismanns überein und dürften mit ihnen identisch sein. In einigen wenigen Punkten nur haben sich kleine Abweichungen herausgestellt, die Erwähnung finden werden.

Was die verwandtschaftlichen Beziehungen der Neapler Form zu andern Species dieses Genus anlangt, so steht der Hydroid zweifellos *Perigonimus vestitus* Allman (1) am nächsten, der sich gleichfalls durch den Besitz einer schützenden Schlammhülle auszeichnet und noch in manchen andern Charakteren mit ihm übereinstimmt. Auch die Geschlechtstiere ähneln sich in gewisser Hinsicht. Vor allem teilt die Meduse von *Perigonimus vestitus* mit der Neapler Qualle den Besitz von vier Mundgriffeln, was von keiner weiteren Species dieser Art bekannt ist. Die englische Meduse besitzt jedoch nur zwei opponiert stehende Tentakel, während die Neapler deren vier aufzuweisen hat. Außerdem sind bei der Allmanschen Form die Mundarme am Manubrium der Qualle stets einfach und nie verzweigt.

Diese wichtigen Unterschiede sprechen sicher gegen eine Vereinigung der beiden Individuen, so verlockend sie auf den ersten Blick auch scheinen mag. Sie müssen vielmehr unbedingt auseinandergehalten und getrennt werden. Wie sich die Neapler Form mit ihren mannig-

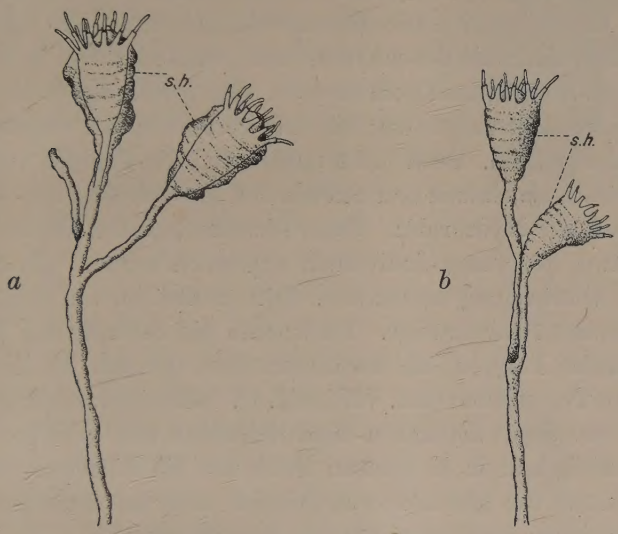
fachen Abweichungen in das System der Polypen und Medusen einreihen läßt, soll am Schlusse erörtert werden.

2. Biologie.

Die Kolonien von *Perigonimus Cidaritis* wurden, wie schon einmal erwähnt, auf dem polychäten Anneliden *Aphrodite aculeata* aufgefunden. Sie stellen büschelförmige, einfache oder verzweigte Stöckchen dar, die ausnahmslos auf der Ventralseite des Wurmes sitzen und hier kleine Rasen von $^1/_4$ bis $^1/_2$ qcm Fläche bilden. Sehr gern siedeln sie sich zwischen den Parapodien an und nehmen, von den Borsten des Wurmes umgeben, eine äußerst geschützte Stellung ein, sodaß sie selbst dem geübten Auge leicht verborgen bleiben. Alle Teile des Stockes sind mit einer kontinuierlichen, in ihrer Stärke sehr variablen Hülle von lehmbrauner Farbe inkrustiert, die aus feinen Schlammpartikelchen besteht, in die hier und da gröbere Bestandteile eingeschlossen sind (Textfig. 1 *s.h.*). Auffallend ist allerdings die große Konsistenz des Schlammkleides, das sich selbst mechanischen Eingriffen gegenüber als äußerst widerstandsfähig erweist. Bereits Weismann (28) vermutete, daß das Ectoderm der Kolonie eine klebrige Substanz abzusondern vermöge, durch die die einzelnen Teilchen miteinander verbunden werden. Auch ich bin unbedingt der Ansicht, daß ein bindendes Secret abgeschieden wird. Wie wäre es sonst verständlich, daß die Schlammpartikel so fest zusammenhalten und die ganze Kolonie in gleicher Weise überziehen! Spezifische Drüsenzellen hierfür habe ich nicht auffinden können; wahrscheinlich ist jede Ectodermzelle in der Lage, geringe Mengen dieser Kittsubstanz abzusondern. Mit dem Periderm dürfte diese Hülle keinesfalls identisch sein. Diese Schicht ist hier außerdem noch vorhanden und stellt eine, wenn auch nur sehr dünne und zarte Lage dar, die in gleicher Weise Hydrorhiza und Hydrocaulus umschließt, ohne jedoch auf den Hydranthenkörper selbst überzugehen.

Auch die Polypenköpfchen sind mit dieser Schlammschicht überzogen (Textfig. 1 *a* u. *b*, *s.h.*), und selbst die zarten Medusenknospen weisen fast stets eine wenngleich bedeutend dünnere Kruste auf. Interessant ist, daß sogar die Tentakel etwa bis zur Hälfte ihrer Länge mit einem schützenden Futteral umgeben sind. In kontrahiertem Zustande werden sie vollständig in diese Hüllen zurückgezogen und sind gegen eventuelle Fährnisse, die der Sitz des Hydroiden auf der Ventralseite des Wurmes mit sich bringt, gefeit. Kurz, die ganze Kolonie ist in der vorzüglichsten Weise gepanzert und den eigentümlichen lokalen

Verhältnissen wohl angepaßt. Es liegt eine biologische Erscheinung vor, die uns in anschaulicher Weise das Zusammenleben und Aufeinanderangewiesensein von Tieren im Haushalt der Natur vor Augen führt und uns mit den Vorkehrungen bekannt macht, die sie im Kampf ums Dasein zur Erhaltung ihrer Existenz zu treffen vermögen. Der Annelid lebt, wie bekannt sein dürfte, auf dem Meeresgrunde und bevorzugt namentlich schlammigen und sandigen Boden, in dem er sich zeitweise sogar vergräbt. Diesen ungünstigen Ansiedelungsbedingungen hat sich der Polyp in geschickter Weise anzupassen gewußt, indem er



Textfig. 1 *a* und *b*.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Verschiedenartige Ausbildung des Schlammpanzers. Ungefärbte Totalpräparate. Vergr. 14.

sich mit einer ihn schützenden Hülle umgab. Wäre er nicht mit diesem Schlammkleide bedeckt, würde er an diesem Platze wohl kaum bestehen können, sondern bald dem Untergang geweiht sein. Die Hülle ist übrigens, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, für die Kolonie durchaus keine Fessel, sondern läßt den einzelnen Polypen völlige Bewegungsfreiheit. Ich konnte Tiere beobachten, die ungeachtet des Panzers, der sie umgibt, die kühnsten Bewegungen ausführten, ein Zeichen dafür, daß es sich wahrscheinlich um eine schleimig-gelatinöse Masse handelt, welche die Schlamm- und Sandteilchen zusammenhält.

3. Die Architektonik der Kolonie.

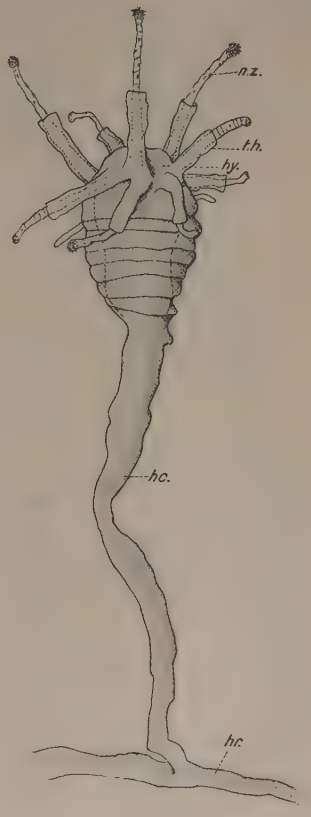
Es wurde bereits erwähnt, daß die Polypen von *Perigonimus Cidaritis* einfache oder verzweigte Stämmchen darstellen, die in kurzen Abständen vom Wurzelgeflecht entspringen. Die Verzweigungsweise ist wie bei allen athekaten Formen eine racemöse. Der erste Polyp bleibt Haupthydranth und gibt seine endständige dominierende Stellung nicht auf. Wie die meisten *Perigonimus*-Species, so bildet auch die Neapler Form keine reich verzweigten Stöckchen, sondern die Polypen bleiben niedrig und erreichen eine durchschnittliche Höhe von $5^1/_2$ mm. Es handelt sich zumeist um Stämmchen, die ein- oder mehrmals gegabelt sind; die Seitenhydranthen gehen in einem Winkel von 30—40 ° vom Hauptstamm nach oben ab. Eine gesetzmäßige Anordnung der Zweige ist nicht vorhanden; die Äste verbreiten sich vielmehr nach allen Richtungen hin. Doch nicht immer sind die Polypen verzweigt; sehr oft bleiben sie einfach und erheben sich unregelmäßig hin- und hergebogen von der Hydrorhiza. Diese Einzelhydranthen dürfen keinesfalls durchweg für junge Individuen angesehen werden, die sich erst später zur Verzweigung anschicken. Der größte Teil von ihnen bleibt vielmehr dauernd unverzweigt. Ich konnte die Beobachtung machen, daß namentlich Polypen, die Medusenknospen sprossen, zu diesem unverzweigten Typ gehören (Taf. VIII, Fig. 1). Allerdings weisen gelegentlich auch verzweigte Stöckchen Geschlechtstiere auf, aber bei weitem nicht so häufig und in so reichem Maße wie die Einzelpolypen. Die Knospungszone für Medusen wie Polypen liegt an derselben Stelle. Beide entspringen kurz unterhalb des Polypenhalses, d. h. da, wo das keulenförmige Köpfchen des Hydranthen allmählich in den dünneren Stiel übergeht. An der Hydrorhiza treten niemals Knospen von Geschlechtsindividuen auf.

4. Der Ammenpolyp.

Ich wende mich jetzt zur Beschreibung des Polypen und beginne mit einer ganz kurzen Charakteristik der Hydrorhiza. Die Stöckchen, die eine Höhe von 3—7 mm aufweisen, entspringen in ungleichen Abständen einem engmaschigen Wurzelgeflecht. Die Hydrorhiza stellt kein regelmäßiges Netzwerk dar, sondern ist ein buntes Durcheinander von Fäden, die teils durch echte Anastomosen miteinander kommunizieren, teils bloß äußerlich durch Überbrückungen und Kreuzungen verbunden sind. Für gewöhnlich sind die Stolonen drehrund und nur

da, wo sie an der Unterlage angeheftet sind, durch Abplattung oder Einbuchtungen dem jeweiligen Relief angepaßt.

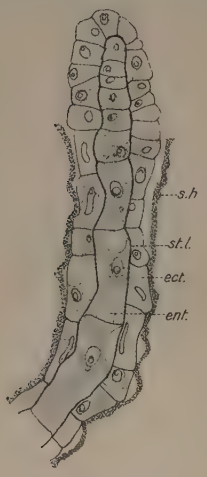
Die lehmbraunen Polypenköpfchen werden von langen, in ihrer Stärke wenig variierenden Stielen getragen, von denen sie sich zumeist deutlich absetzen (Taf. VIII, Fig. 1). Ihre Größe ist weiten Schwankungen unterworfen und hängt vom Kontraktionszustande der Hydranthen sowie den Ernährungsbedingungen ab, unter denen sich die Einzeltiere befinden. Ferner spielt das Alter der betreffenden Individuen natürlich hierbei eine Rolle. Der endständige Primärhydranth ist für gewöhnlich kräftiger entwickelt und von bedeutend größerem Umfang als die später gesproßten Seitenhydranthen. Die Messungen, die ich diesbezüglich anstellte, schwankten zwischen 0,45—0,70 mm Länge bei einem größten Dickendurchmesser von 0,30—0,41 mm. Die Köpfchen sind keulenförmig und von gedrungener Gestalt. Sie bestehen aus einem trichterförmigen basalen Teil, der aus sechs bis acht mehr oder minder deutlich sichtbaren Ringen zusammengesetzt ist (Textfig. 2), und dem konisch zugespitzten Hypostom (*hy.*), das sich ziemlich scharf absetzt und an seinem terminalen Pol die kleine Mundöffnung trägt. Am Grunde der Proboscis entspringen die fadenförmigen, in einem Kranze angeordneten Tentakel. Sie gehen ziemlich steil nach oben ab und sind, soweit sie in ausgestrecktem Zustande aus ihrer Schutzhülle hervorragen, mit zahllosen kleinen Nesselzellen (*n.z.*) besetzt, die in warzenförmigen Wülsten nach allen Richtungen vorspringen und spiralig angeordnet erscheinen. Die Zahl der Fangarme bewegt sich in den weitesten Grenzen. Für gewöhnlich sind 12 Tentakel vorhanden; die Kolonien wiesen aber auch Individuen mit nur 6, andre wiederum mit 16 Tentakeln auf. Exemplare mit 20 Armen, wie sie Weismann zur Verfügung standen, habe ich nie auffinden können,



Textfig. 2.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Totalpräparat eines voll entfalteten Polypen. Vergr. 22. Ungefärbt.

vielmehr zählten bereits Polypen mit mehr als 12 Tentakeln zu Seltenheiten. Es läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Zahl der Arme mit dem Alter zunimmt. Die jungen Polypen haben für gewöhnlich nur 6 Tentakel, während die älteren Hydranthen weit mehr besitzen.



Textfig. 3.

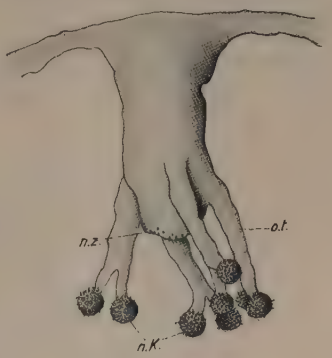
Perigonimus Cidaritis Weismann. Längsschnitt durch einen Tentakel des Polypen, der ebenfalls mit einer Schutzhülle umgeben ist (*s.h.*). Vergr. 430. Heid.-Häm.

Es wurde bereits anfangs erwähnt, daß das Köpfchen von einer Schutzhülle aus Schlamm und Sand eingeschlossen ist, die sich auch auf die Proboscis erstreckt und nur die Mundöffnung freiläßt. Dieser Panzer ist äußerst variabel (vgl. Textfig. 1 *s.h.*). Bald ist er dünn und bildet nur einen gleichmäßigen, zarten Überzug, den man mit der Hydrotheka der Thekaten vergleichen könnte, bald wird er durch ein dickes, unregelmäßig gebeultes Schlammpolster gebildet. Hier liegt die Hülle dem Ectoderm dicht auf, dort steht sie weit von ihm ab. So kommt es, daß die Hydranthen oft ein abenteuerliches, groteskes Aussehen erlangen und zuweilen so dicht mit Schlamm bedeckt sind, daß es schwer fällt, sie auf den ersten Blick als Polypen anzusprechen. Auch die Tentakel (Textfig. 3) sind mit einer solchen Hülle umgeben, die sie, einem Futteral oder einer Manschette gleich, bis zur Hälfte ihrer Länge einschließen kann. Bei der geringsten Störung werden sie blitzschnell in die Schlammröhrchen zurückgezogen, und auch die Mundöffnung verschwindet alsbald innerhalb des schützenden Panzerkleides.

5. Die Meduse.

Die kleine Qualle (Taf. VIII, Fig. 2) erreicht eine durchschnittliche Größe von 0,75 mm Höhe und 0,65 mm Breite. Zur Zeit der Loslösung von der Amme ist sie annähernd kugelig gestaltet und nimmt erst später eine typische Glockenform an. Der Schirm ist farblos und durchsichtig und auf seiner exumbrellaren Seite mit zahlreichen, unregelmäßig verstreut stehenden Nesselzellen besetzt. Das Manubrium hingegen zeigt eine lebhafte Schattierung, die vom Orangegelb bis zu einem tiefen Braun hinüberspielen kann. Auch die vier Randwülste sind intensiv gefärbt und tragen bald eine orangefarbene, bald schwach rötliche Pigmentierung zur Schau. Vom oberen Pol des Manubriums gehen vier einfache Radiärkanäle (*r. c.*) aus, die auffallend eng und

schmal sind und schwach hellbraun gefärbt erscheinen. Die radial angeordneten Tentakelbulben (*t. b.*) sind äußerst kräftig entwickelt, haben kugelförmige Gestalt und entbehren des Ocellus. Sie entsenden vier wohlausgebildete, ziemlich kurze Tentakel, die mit zahlreichen Nesselbatterien bewaffnet sind. Das Manubrium ist zylindrisch, erweitert sich in seinem distalen Teile etwas und endet, flach konisch zugespitzt, mit der kleinen Mundöffnung. Ein Stielkanal ist nicht vorhanden. Etwas oberhalb des Mundes entspringen vier lange, einmal dichotom verzweigte Oraltentakel (Textfig. 4 *o.t.*). Jeder der beiden Seitenäste trägt an seinem Ende eine knopfförmige Auftreibung, die zahlreiche kleine Nesselzellen enthält (*n.K.*). Der Magen hängt etwa bis zur Hälfte in die Glockenhöhle hinab. Im Ectoderm des Manubriums sind unregelmäßig verstreut kleinste Wehrorgane gelegen. Sie treten namentlich im unteren Teile des Magenrohres häufiger auf und bilden hier einen schmalen Nesselring, der die Mundöffnung umgürtet (*n.z.*). Von sehr kräftiger Beschaffenheit ist das Velum. Es ist ziemlich breit und im Ruhezustande meist nach innen eingeschlagen.



Textfig. 4.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Manubrium einer älteren Meduse, bei der alle vier Mundarme gegabelt sind. Totalpräparat. Vergr. 225. Ungefärbt.

Gonaden sind bei den jungen Medusen noch nicht vorhanden. Auch die älteren Exemplare schickten sich, wahrscheinlich infolge ungünstiger Lebensbedingungen, nicht zur Bildung der Geschlechtsprodukte an. Ich bin daher leider nicht in der Lage, hierüber Angaben zu machen.

6. Die Knospung der Geschlechtsgeneration.

Der größte Teil der Kolonien, die im März aufgefunden wurden, trug bereits zahlreiche Knospen von Geschlechtsindividuen der verschiedensten Entwicklungsstufen. Die Medusen entspringen, wie bereits erwähnt wurde, in der Knospungszone, die gleich der für die Seitenhydranthen kurz unterhalb des Polypenköpfchens gelegen ist. Sie treten stets einzeln auf und sitzen an ziemlich langen Stielen, die nach beliebigen Richtungen abgehen können (Taf. VIII, Fig. 1 *g. K.*). Für gewöhnlich trugen die Polypen überhaupt nur eine einzige Medusen-

knospe; selten kommen an ein und demselben Hydranthenstiel mehrere Geschlechtsindividuen vor, die in kurzen Abständen übereinander angeordnet sind. Sie folgen in diesem Falle dem Weismannschen »Gesetz der Verschiebung der Knospungszone« nach aufwärts, dem ja auch die sprossenden Seitenhydranthen unterworfen sind. Die jüngste Medusenknospe sitzt dem Polypenköpfchen stets am nächsten und sproßt oberhalb der älteren aus dem Hydranthenstiel hervor. Auch anormale Knospung findet zuweilen statt. In Fig. 1, Taf. VIII ist ein Stöckchen abgebildet, wo die jüngere Knospe (*j. k.*) unterhalb der weiterentwickelten älteren (*a. k.*) sitzt. Derartige Abnormitäten im Wachstum mögen

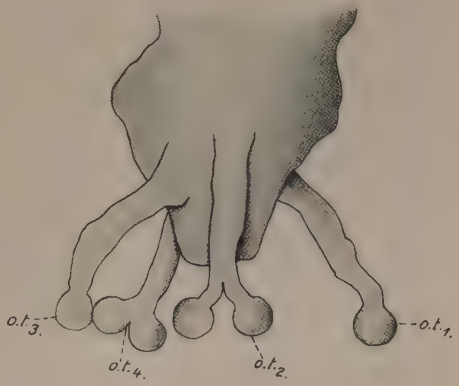
Textfig. 5.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Längsschnitt durch eine ältere Geschlechtsknospe. Das Manubrium enthält keine Keimzellen im Ectoderm. Vergr. 210. Heid.-Häm.

durch eine starke Verbreiterung der sonst schmalen, ringförmigen Knospungszone hervorgerufen werden. Solche Unregelmäßigkeiten im architektonischen Bau wurden übrigens schon bei andern Species des Genus *Perigonimus* beobachtet. Am auffallendsten sind sie bei *Perigonimus muscoides*, wo nach Sars die Medusenknospen nicht nur an den Hydranthenstielen, sondern zuweilen direkt am Hauptstamm gesproßt werden.

Die Bildung der Meduse verläuft ganz normal. Sie nimmt ihren Ursprung aus einem Glockenkern, aus dem wiederum die geräumige Glockenhöhle hervorgeht. Die Tentakel stellen zunächst vier dicke Wülste dar, die allmählich zapfenförmig in das Lumen der Höhle vor-

dringen und sich aus Mangel an Platz schließlich umbiegen. Auch das Manubrium entsteht auf die bekannte Weise, indem es von unten her in die Glockenhöhle hineinwächst. Weismann (28) behauptet, daß die Medusen bereits kurze Zeit vor ihrer Loslösung von der Amme Keimzellen im Ectoderm des Manubriums enthalten sollen. Er hält das äußere Keimblatt für mehrschichtig und spricht die tieferen Lagen dieser epithelialen Wucherung als Keimzellen an. Auch ich habe vor der Loslösung stehende Quallen daraufhin untersucht, bin aber zum entgegengesetzten Resultat gekommen. Das Ectoderm des Magens aller untersuchten Objekte war durchweg einschichtig (Textfig. 5 *ect.*) und wies keine Verdickungen auf, in denen Keimzellen enthalten waren. Keinesfalls werden diese Elemente, wie Weismann behauptet, bereits in der Medusenknospe angelegt, sondern dürften weit später erst, d. h. nach dem Freiwerden der Qualle zur Entwicklung kommen.



Textfig. 6.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Manubrium einer eben frei gewordenen Qualle. Nur zwei opponiert stehende Mundgriffel sind verzweigt (*o.t.*$_2$ und *o.t.*$_4$). In Nelkenöl aufgehelltes Totalpräparat. Vergr. 450. Ungefärbt.

Die vier Mundgriffel, die der Meduse von *Perigonimus Cidaritis* eigen sind, werden verhältnismäßig spät gebildet. So kommt es, daß die Geschlechtstiere frei werden, ehe sie voll entwickelt sind. Die Mundarme der erwachsenen Qualle sind, wie bereits in Fig. 4, S. 455 gezeigt wurde, dichotom gegabelt. Dieses Merkmal fehlt den jungen Tieren zunächst. Meist sind die Oraltentakel der Medusen bei der Loslösung vom Stock noch völlig unverzweigt, oder nur zwei opponiert stehende Griffel weisen erst das charakteristische Merkmal auf, was dafür sprechen würde, daß die Anlage dieser Gebilde nicht gleichzeitig vor sich geht (Textfig. 6 *o.t.*). Weismann (28) erwähnt in der kurzen Diagnose, die er von der Species gibt, nichts von einer Verzweigung der oralen Anhänge. Ich muß daher annehmen, daß ihm dieses Merkmal entgangen ist oder die Tiere nach ihrer Loslösung von der Amme nicht länger beobachtet wurden. Er hätte sonst kaum das für die systematische Stellung der Meduse so wichtige Charakteristikum unerwähnt gelassen. Allerdings werden gelegentlich die Zweige der

Mundgriffel so eng aneinandergelegt, daß der Anschein erweckt wird, als ob einfache unverzweigte Oralanhänge vorhanden wären. Keine andre *Perigonimus*-Species hat Medusen mit gegabelten Mundarmen aufzuweisen. Welchen Einfluß dieses für die Neapler Qualle spezifische Merkmal auf die systematische Stellung der Form ausübt, soll in den folgenden Zeilen erörtert werden.

7. Systematik.

Was die systematische Wertigkeit des Hydroiden anbelangt, so muß der Polyp auf alle Fälle als ein »*Perigonimus*« angesprochen werden, da alle Merkmale hierfür stimmen. Anders steht es mit dem Geschlechtstier; dieses zeigt zweifelsohne Charaktere, die bei andern *Perigonimus*-Medusen nicht auftreten. Ich erinnere nur an die verzweigten Mundgriffel und die vier perradialen Randtentakel. Es liegt hier der eigentümliche Fall vor, daß nächst verwandte Polypen Quallen erzeugen, die stark voneinander abweichen und im System verschiedenen Familien zugeteilt werden müssen. Während für gewöhnlich die Ammentiere eine Tiara oder ihr ähnliche Medusen knospen, löst sich von *Perigonimus Cidaritis* eine Qualle los, die ganz anders aussieht und nicht in der Familie der Tiariden untergebracht werden kann. Derartige Abweichungen sind übrigens auch bei andern Formen beobachtet worden. Wir kennen beispielsweise zwei sehr nahe verwandte *Stauridium*-Polypen, die vollkommen verschiedene Medusen erzeugen. Es sind dies: *Stauridium productum* Wright und *Stauridium* Dujardin. Hincks machte 1862 die interessante Beobachtung, daß das Geschlechtstier von *Stauridium productum* Wright wesentlich von der Dujardinschen Meduse abweicht. Die Qualle der letztgenannten Form ist die bekannte kriechende Cladonemide, *Cl. radiatum*; von *Stauridium productum* Wright dagegen löst sich eine *Sarsia* ähnliche Meduse los, die zur Familie der Codoniden gehört und mit *Cladonema* so gut wie keine Charaktere gemeinsam hat.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Perigonimus Cidaritis* und den übrigen Vertretern dieses Genus. Die Polypen stimmen in den wesentlichen Merkmalen überein, wenn man von den Unterschieden absieht, durch welche die verschiedenen Species bedingt sind. Ein ganz andres Verhalten zeigen die entsprechenden Geschlechtstiere. Diese verteilen sich über verschiedene Familien im System der Medusen. Die meisten gehören den Tiariden an, andre wieder den Margeliden, d. h. Gruppen, die weit voneinander entfernt sind. Die Qualle von *Perigonimus Cidaritis* ist sicher zu den Margeliden zu rechnen, und ich möchte

sie in dieser großen Gruppe wiederum zum Genus »*Thamnites*« stellen, mit dem sie zweifellos die meisten Charaktere teilt.

Das Genus »*Thamnites*« wurde 1879 von HAECKEL (14) begründet. Der Forscher bezeichnet hiermit Margeliden mit vier einfachen, perradialen Tentakeln und ebensoviel zusammengesetzten oder verästelten Mundgriffeln, die stets oberhalb des Mundes inseriert sind. Die Art wurde bisher repräsentiert durch eine einzige Species, nämlich »*Thamnites tetrella*« HAECKEL, die an der brasilianischen Küste gefunden wurde. Mit dieser ist die Neapler Qualle keinesfalls identisch. Wohl aber zeigt sie eine frappante Ähnlichkeit mit einer Form, die BROWNE (6) 1901 im Firth of Clyde fand und bereits richtig als *Thamnites* erkannte. Die Tiere stimmen in fast allen Punkten überein, sodaß es sich erübrigen dürfte, näher auf die BROWNEsche Diagnose einzugehen. Ich möchte nur erwähnen, daß die englische Qualle, allerdings auch nur auf ganz frühen Stadien, einen Stielkanal besitzen soll, der dem Geschlechtstier des Neapler Polypen fehlt. Die kleinen Medusen, deren Amme, wie nebenbei bemerkt sei, BROWNE nicht auffinden konnte, zeigten ebenfalls noch keine Spur von Gonaden. Vielleicht nicht mit Unrecht vermutet der Forscher, daß es sich um Jugendformen handelt, die erst später Geschlechtsprodukte anlegen. Er wurde bestärkt in dieser Annahme durch die Beobachtung, daß die Medusen im Laufe der Zeit sich veränderten und Charaktere entwickelten, die sie vorher nur in beschränktem Maße aufzuweisen hatten. Die Tiere nahmen reichlich Nahrung zu sich und sproßten binnen kurzer Zeit einen weiteren Ast an ihren verzweigten Oraltentakeln. Leider ist es mir nicht geglückt, die Quallen im Aquarium längere Zeit zu halten und ihre Weiterentwicklung zu beobachten. Es konnte bloß festgestellt werden, daß die vier Mundgriffel, wenn dies nicht schon in der Knospe geschah, sich stets gabelten und zwei Seitenäste entwickelten. Zur Anlage weiterer Zweige kam es nicht, was ich den ungünstigen Lebensbedingungen und den schwierigen Ernährungsverhältnissen zuschreiben möchte. Ich glaube jedoch bestimmt, daß die BROWNEsche Meduse mit dem von *Perigonimus Cidaritis* geknospten Geschlechtstier identisch ist.

Eines steht fest, und dies mag hier nochmals betont werden: Die Meduse von *Perigonimus Cidaritis* weicht entschieden stark von allen übrigen Quallen dieser Art ab und ist generisch zweifellos von ihnen zu sondern. Sie gehört zur Familie der Margeliden und wird zum Genus »*Thamnites*« gestellt werden müssen. Wegen der gabelspaltigen, einmal oder, wie BROWNE angibt, mehrmals dichotom verzweigten Mundgriffel

schlage ich für die Meduse von *Perigonimus Cidaritis* Weismann den Namen »*Thamnites dichotoma*« vor.

8. Schlußwort.

Wenn diese Untersuchungen auch zu nichts wesentlich Neuem geführt haben, so werden sie doch vielleicht dazu beitragen, die lückenhaften Kenntnisse, welche bisher von dieser Form vorlagen, in bescheidenem Maße zu erweitern und zu läutern. Ich habe mich bemüht, einen eingehenden, naturgetreuen Abriß über die Lebensgeschichte und den Bau dieser Species zu geben, und am Schlusse versucht, sie vom systematischen Standpunkte aus zu beleuchten. Die Resultate, die ich hierbei erhielt, wichen in mancher Hinsicht von den Beschreibungen älterer Autoren ab. Namentlich bei der Geschlechtsgeneration wurden Charaktere gefunden, die bisher nicht recht beachtet und gewürdigt worden waren. Gerade auf Grund dieser Abweichungen jedoch sah ich mich veranlaßt, Änderungen betreffs der systematischen Stellung der Form anzubringen.

Ich schließe diesen Abschnitt in der Hoffnung, ein weniges zur näheren Kenntnis dieses eigenartigen Mittelmeerhydroiden beigetragen zu haben.

Teil II.

Gemmaria implexa var. neapolitana Hargitt.

1. Historisches.

Gemmaria implexa hat schon das Augenmerk vieler Forscher auf sich gezogen und von den verschiedensten Seiten Bearbeitung erfahren. Die ältesten Beschreibungen sind mehr oder minder mangelhaft und kaum dazu geeignet, ein anschauliches Bild von dieser reizvollsten und zierlichsten aller Hydroidenformen zu geben. Alder beschrieb als erster 1857 eine *Gemmaria implexa*, die er an der britischen Küste von Northumberland auffand. Er nannte die Meduse — diese stand ihm zunächst nur zur Verfügung — »*Tubularia implexa*«. Kurze Zeit darauf entdeckte er auch die zugehörige Amme und überzeugte sich alsbald von ihrer nahen Verwandtschaft mit den Coryniden, weshalb er den Namen in »*Coryne implexa*« umwandelte. Die erste eingehendere Beschreibung des Polypen sowohl wie der Meduse lieferte 1871 Allman (1) in seiner berühmten »Monography of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids«. An der Hand guter Zeichnungen gibt er eine klare Darstellung dieser interessanten Form und geht namentlich auch auf die

merkwürdig umgestalteten Tentakel der Meduse des näheren ein. Er stellt fest, daß die Nesselbatterien der Arme als auch die Stiele, die sie tragen, nur vom äußeren Keimblatt gebildet werden. Ferner weist er bereits auf die eigentümlichen, unregelmäßigen Fortsätze hin, die die Träger der Nesselknöpfe bei ihrer Kontraktion zeigen. Nach Allman stellen die Stiele der Nesselbatterien keine selbständigen Gebilde dar, sondern müssen als fadenförmig ausgezogene Teile der Granula enthaltenden Ectodermsarkode angesehen werden, die in ihrer Fähigkeit sich auszudehnen und zu kontrahieren an die Pseudopodien der Rhizopoden erinnern solle. Auch über die innere Struktur der Nematocysten hat er sich geäußert, worauf ich später bezug nehmen werde. Allman war es auch, der als einer der ersten für den Genusnamen »*Gemmaria*« eingetreten ist und den Beweis zu führen suchte, daß die Form keinesfalls zu der von Gegenbaur gegründeten Art »*Zanclea*« gestellt werden darf, wie dies vorher von ihm selbst, Hincks (17) und später vielen andern getan worden ist.

In den darauffolgenden Jahren ist die Species von zahlreichen Autoren beschrieben worden, von denen ich hier die Arbeiten von Haeckel (14) 1879, Jickeli (20) 1883, Browne (5) 1896, Hargitt (15) 1904 und Hartlaub (19) 1907 erwähnen möchte.

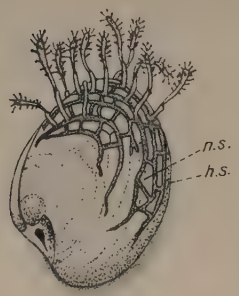
Im Golf von Neapel wurde die Meduse zuerst von Duplessis (9) 1881 aufgefunden, der sie jedoch wegen der Vierzahl ihrer Tentakel »*Zanclea*« *implexa* nannte. Ob es sich wirklich um eine *Gemmaria implexa* gehandelt hat, oder gar eine *Zanclea costata* Gegenbaur mit den ihr eigentümlichen Nesselrippen seinen Untersuchungen zugrunde lag, läßt sich jetzt nicht mehr entscheiden. Der Autor gibt nur eine sehr kurze Charakteristik der Form, der nicht zu entnehmen ist, welches Genus eigentlich vorgelegen hat. Sicher nachgewiesen wurde *Gemmaria implexa* nebst ihrem Hydroiden im Neapler Golf erst 1904 durch Hargitt (15), der auch das erstemal eingehend die Mittelmeerform geschildert hat.

Hartlaub (19) behauptet, daß Hargitts *Gemmaria* keinesfalls zu »*implexa*« zu rechnen sei, sondern eine neue Species repräsentiere, für die er den Namen *Zanclea* (= *Gemmaria*) *hargitti* vorschlägt. Er begründet seinen Einwand damit, daß der Neapler Polyp wesentlich von allen bisher beschriebenen »*implexa*«-Ammen abweiche und ihm vor allem das den nordischen Formen eigentümliche, doppelte Periderm am Hydrocaulus fehle. Außerdem glaubt er in der verstreuten Stellung der Medusenknospen und ihrer Anordnung auf verzweigten Trägern einen Anhalt dafür zu haben, die Zugehörigkeit der Neapler Species zu

Gemmaria implexa zu verneinen. Ich werde zu dieser Streitfrage erst späterhin Stellung zu nehmen haben, will nur vorausschicken, daß ich den Namen »*Gemmaria implexa*« beibehalten werde und ihm nur das Attribut »var. *neapolitana* Hargitt« beifügen möchte.

2. Biologie.

Die Kolonien von *Gemmaria implexa* wurden auf den Schalen von *Venus gallina* aufgefunden. Diese zierliche Veneride kommt äußerst häufig im Golf von Neapel vor und lebt in einer Tiefe von $2^1/_2$—5 m in der Küstenzone. Der Polyp besiedelt nicht die ganze Oberfläche der Muschel, sondern nur etwa ein Drittel ihrer Schalen wird von ihm eingenommen, und die Hydranthen ordnen sich vornehmlich um die Siphonen der Venus an (Textfig. 7). Die Hydrorhiza allerdings pflegt ihr Maschenwerk über einen weit größeren Teil der Schale auszustrecken; es entspringen aber, wie aus der Figur ersichtlich ist, von den weiter entfernten Stolonen keine Polypen. Diese letzten Wurzelausläufer dienen vielmehr lediglich zur Verankerung und besseren Sicherung der Hydranthen. Um die Siphonen der Muschel herum erhebt sich ein üppiger Wald unverzweigter Polypen. Der Sitz ist für die Kolonien von der größten Wichtigkeit und biologisch höchst interessant. Wir haben hier eine Anpassung der Form an die lokalen Verhältnisse vor uns, wie sie augenscheinlicher und überzeugender kaum sein kann. Die Polypen ziehen aus dem ständigen Zirkulationsstrom, der durch die Siphonen geht, naturgemäß großen Nutzen, da er sie immerfort mit frischem Wasser versorgt und ihnen außerdem stets reichlich Nahrung zuführt. Ob die Muschel hierfür durch irgend eine Gegenleistung von seiten des Hydroiden entschädigt wird, ist nicht leicht festzustellen. Ich glaube jedoch bestimmt, daß der Polyp seinen Wirt gegen fremde Angriffe beschirmt und namentlich die fleischigen Siphonen räuberischen Überfällen gegenüber verteidigt. Die Siphonalröhren sind durch die sie umgebenden Hydranthen mit ihren unzähligen Wehrbatterien in ausgezeichneter Weise geschützt und nicht ohne weiteres angreifbar. Ich meine darum annehmen zu dürfen, daß es sich um einen Fall echter Symbiose handelt.



Textfig. 7.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Polypenkolonie auf *Venus gallina* angesiedelt. Nach dem Leben gezeichnet. Natürliche Größe.

3. Die Architektonik der Kolonie.

Vom architektonischen Aufbau der Kolonie ist wenig zu sagen. Erwähnt sei, daß die Polypen stets unverzweigte Stämmchen darstellen, die in ziemlich regelmäßigen Abständen von der Hydrorhiza entspringen. Die Kolonien setzen sich aus 20 bis 30 Individuen zusammen, die dicht gedrängt um die Siphonen der Muschel angeordnet sind und kleine Rasen von 2—3 qcm Fläche bilden. Die Polypen erreichen eine Höhe von 5—7 mm und erheben sich meist senkrecht aufsteigend vom Wurzelgeflecht. Ich wende mich jetzt zur näheren Beschreibung der einzelnen Teile der Kolonie und beginne mit einer kurzen Schilderung der Hydrorhiza.

4. Der Polyp.

a. Die Hydrorhiza.

Die Hydrorhiza stellt ein engmaschiges, ziemlich regelmäßiges Netzwerk von Fäden dar, die durch echte Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. Die Längs- und Hauptstolonen folgen in ihrem Verlauf zumeist den Furchen und Rillen, die sich auf der Oberfläche der Muschel vorfinden. Sie gehen annähernd parallel zueinander (vgl. Textfig. 7, *h. s.*) und sind konzentrisch angeordnet. Diese Hauptfäden sind durch seitliche Zweige miteinander verbunden (*n.s.*), die in kurzen Abständen unter annähernd 90° vom Hauptstolo abgehen. Hierdurch kommt ein äußerst regelmäßiges Gitterwerk mit rechteckigen, oft quadratischen Maschen zustande. Gelegentlich jedoch ziehen die Fäden des Wurzelgeflechtes nicht so gleichmäßig über die Schale hin, sondern sind wellig hin- und hergebogen. Sie kehren aber zumeist bald in die natürlichen Geleise zurück, die sich zur Festheftung und Verankerung der Kolonie in vorzüglicher Weise eignen. Die Stolonen sind für gewöhnlich drehrund und infolge ihres Verlaufes in den konkaven Vertiefungen der Muschel nicht abgeplattet. Sehr oft treten schollenartige Verbreiterungen des Perisarks an der Hydrorhiza auf. Ich machte diese Beobachtung namentlich bei einer Kolonie, die auf einer *Venus* mit wenig ausgeprägter Riffelung der Schale saß. Die Fäden zeigten hier allerorts plattenförmige Erweiterungen, die sich der Schale der Muschel eng anschmiegten. Jickeli (20) berichtet bereits bei einer Triester *Gemmaria implexa* von solchen Abnormitäten des Stolonenperiderms, gibt aber keine Erklärung hierfür ab. Ich bin der Meinung, daß es sich in diesem Falle um eine Vorkehrung handelt, die der Polyp bei schlechten Ansiedelungsbedingungen zur festen Verankerung der Kolonie zu

treffen vermag. Für gewöhnlich stellt das Periderm ein glattes Rohr dar, das das Cönosark der Hydrorhiza in kontinuierlicher Weise umschließt. Es ist im Vergleich zum Periderm des Hydrocaulus dünn und behält in seinem ganzen Verlaufe annähernd dieselbe Stärke bei. Der Weichkörper des Wurzelgeflechtes liegt dem Periderm dicht an. Nur in seltenen Fällen, und dann zumeist bei älteren Stolonen, hat er sich abgehoben und verläuft als dünner Strang innerhalb des Perisarkrohres weiter, ohne durch Ausläufer mit der peridermalen Verkleidung in Verbindung zu treten.

Histologie.

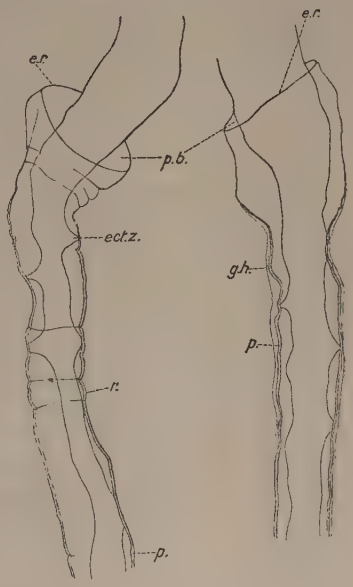
Das Ectoderm der Stolonen stellt ein lockeres Gewebe polygonaler Deckzellen dar, die ein fein vakuolisiertes Plasma besitzen, in dessen Mitte der runde Zellkern gelegen ist. Das Plasma dieser Zellen zeichnet sich durch großen Reichtum an kleinen schwarzen Körnchen aus, die namentlich an den Zellgrenzen angesammelt sind und Fettkügelchen darstellen (Taf. VIII, Fig. 3, *n. subst.*). Auch um die Kerne der Zellen treten oft derartige Kongregationen von Nährstoffen auf. Neben diesen flachen, ziemlich regelmäßig gestalteten Zellelementen findet sich im Ectoderm der Stolonen noch sogenanntes »interstitielles Gewebe« vor. Es besteht aus Zellen embryonaler Natur, aus denen namentlich Nesselkapseln gebildet werden. Sie liegen zumeist tiefer als die ectodermalen Deckzellen und stellen abgerundete oder unregelmäßig geformte Gebilde dar, die mit ihren Ausläufern zwischen den oberen, darüberliegenden eingekeilt sind. Der Zellverband dieser Schicht ist ein äußerst loser und lockerer. Die einzelnen, in ihrer Größe sehr variierenden Zellen liegen nicht dicht aneinander, sondern sind durch kleinere oder größere Zwischenräume getrennt. Ich will vorausbemerken, daß die Beschaffenheit des Stolonenectoderms für die Wanderung der Nesselzellen, die hier in ungeahnter Menge gebildet werden, von größter Wichtigkeit ist. Ich werde zeigen können, daß das Ectoderm des Hydranthenstieles, wenigstens in seinem distalen Teile, der Intercellularräume entbehrt, ein Umstand, der auf die Wanderung der Cniden von großem Einfluß ist und diese zwingt, einen andern Weg einzuschlagen, um an ihren Verbrauchsort zu gelangen. In welcher Weise dies geschieht, soll in einem besondern Kapitel behandelt werden.

Das Entoderm wird von ziemlich niedrigen Zellen gebildet, die ebenfalls mit Fettkügelchen der verschiedensten Größen angefüllt sind. Diese Nährstoffe sammeln sich namentlich um den Zellkern an und bilden zuweilen dichte Ballen, die den Nucleus vollständig umschließen

können (Taf. VIII, Fig. 4 *n.subst.*). Beide Zellschichten sind durch eine sehr feine, dünne Stützlamelle voneinander getrennt. Ich gehe jetzt zur Beschreibung des Hydranthen über und möchte zunächst dem Hydrocaulus einige Worte widmen.

b. Der Hydrocaulus.

Die Stiele der Polypen nehmen etwa ein Drittel der Hydranthenlänge ein. Sie sind von einem ziemlich kräftigen, in der Stärke sehr wechselnden Periderm von brauner Farbe umkleidet. Kurz unterhalb der Öffnung der chitinigen Skelettröhre verliert das Perisark seine Farbe, wird dünn und durchscheinend und bildet für gewöhnlich eine becherförmige Erweiterung, aus welcher der Polyp hervortritt (Textfig. 8, *p.b.*). Die Oberfläche des peridermalen Mantels ist ziemlich unregelmäßig und oft höckrig gebeult. Kurz oberhalb der Hydrorhiza zeigt die Skelettröhre eine deutliche Ringelung, die auch im weiteren Verlaufe der Stiele, besonders in der Mitte des Hydrocaulus wiederkehren kann. Die Öffnung des Trichters ist keineswegs rund, sondern schräg abgeschnitten, wodurch ein elliptisch schiefer Rand der becherförmigen Erweiterung zustande kommt (Textfig. 8 *e.r.*). Das Perisark des Hydrocaulus ist in seinem ganzen Verlaufe stets einfach. Gelegentlich wird eine doppelwandige Schutzhülle dadurch vorgetäuscht, daß über dem Periderm eine schleimige, gelatinöse Masse abgesondert wurde, welche die Stiele der Hydranthen mit einer dünnen Lage überzieht (Textfig. 9, *g.h.*). Ob diese Bildung mit dem doppelten Peridermmantel der nordischen *Gemmaria*-Polypen identisch ist, wage ich nicht zu entscheiden. Der Annahme spräche allerdings entgegen, daß nicht sämtliche Polypen der Neapler Species dieses Merkmal aufweisen. Auch da, wo die gelatinöse, oft mit Fremdkörpern inkrustierte Masse auftritt, bildet sie nicht



Textfig. 8 und 9.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Stielperiderm. Das Ectoderm steht durch feine Ausläufer (*ect.z.*) mit der Wandung des Peridermrohres in Verbindung. In Fig. 8 ist das Perisark (*p.*) einfach, in Fig. 9 dagegen scheinbar doppelt (*g.h.*) Vergr. 40. Heid.-Häm.

durchweg eine gleichmäßige Lage um das Periderm, sondern ist sehr oft nur stellenweise an ein und demselben Hydrocaulus anzutreffen. Auf Längsschnitten durch derartige, scheinbar doppelt-peridermale Hydranthenstiele bekommt man natürlicherweise ein ganz ähnliches mikroskopisches Bild, wie es HARTLAUB für die nordischen Formen angegeben hat. Wir haben eine innere starke, oft geringte Lage, die das eigentliche Periderm darstellt, und eine äußere weit zartere, glatte Membran, die völlig durchsichtig ist. Ich möchte mich hier des Urteils enthalten, will nur darauf hingewiesen haben, daß der Neapler Hydroid gelegentlich analoge Verhältnisse wie die nordischen Formen aufweist, die ich hier jedoch nicht als doppelte Peridermverkleidung ansehen möchte, sondern für eine schleimige Absonderung halte.

Histologie.

Das Cönosark nimmt innerhalb des Perisarkrohres keinen geraden Verlauf, sondern ist an vielen Stellen in mehr oder minder feine Zipfel ausgezogen, durch die eine ziemlich feste Verbindung mit dem Periderm hergestellt wird (vgl. Textfig. 9). Bisweilen sitzen diese Fasern, deren Bildung übrigens nur vom Ectoderm ausgeht, mit breiter Basis dem Rohr an und haften auf diese Weise noch inniger an ihm fest. Daß diese ectodermalen Ausläufer zur Verankerung des Weichkörpers innerhalb der Skelettröhre dienen, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

Die Zellen des Ectoderms im Hydrocaulus ähneln denen der Hydrorhiza. Die Deckzellen sind nur etwas größer als im Wurzelgeflecht. Unter ihnen liegt basiepithelial interstitielles, embryonales Gewebe; es setzt sich aus kleinen abgerundeten Zellen zusammen, die sehr plasmareich sind und in nur lockerem Verbande aneinander liegen. Diese embryonalen Zellen im Stielectoderm bilden in reichem Maße Nesselzellen. Ist doch gerade der Hydrocaulus im Verein mit dem Ectoderm der Stolonen die Hauptbildungsstätte dieser für die Hydranthen so wichtigen Beute- und Wehrorgane. Während der ganzen Zeit des Bestehens der Kolonie werden hier in ungeahnter Menge Cniden gebildet. Diese Elemente finden innerhalb der Peridermverkleidung selbstverständlich keine Verwendung, sondern müssen in irgend einer Weise nach dem Orte ihres Verbrauches, in diesem Falle nach den Tentakeln transportiert werden. Ich werde später zu zeigen haben, auf welche Art dies stattfindet. In seinem distalen Teile zeigt das Stielectoderm eine wesentlich andre Struktur. Es entbehrt hier vollkommen der interstitiellen Elemente, und die Deckzellen setzen sich direkt bis zur Stützlamelle fort, ohne intercellulare Lücken freizulassen.

Dieses Zellgewebe ist für wandernde Cniden unpassierbar, und wir haben hierin die Ursache zu suchen, daß die Nematocysten bei ihrer Wanderung gezwungen waren, einen andern Weg einzuschlagen. Die Zellen des Ectoderms besitzen innerhalb des Periderms für gewöhnlich keine Muskelfibrillen, nur selten greifen die Epithelmuskelzellen noch in die becherförmige Erweiterung des Perisarks hinein. Erst da, wo der Hydranthenstiel die Chitinröhre verläßt, treten kontraktile Elemente im Ectoderm auf.

Von den Entodermzellen des Stieles ist wenig zu erwähnen. Diese Körperschicht besteht in den proximalen Teilen des Hydrocaulus aus polygonalen Zellen von mittlerer Größe, die hier und da, aber bei weitem nicht so regelmäßig wie im Wurzelgeflecht, mit Körnchen durch Hämatoxylin schwarz gefärbter Nährsubstanz angefüllt sind (Taf. VIII, Fig. 5). Ihr Protoplasma ist dicht und wenig vakuolisiert und füllt die ganze Zelle gleichmäßig aus. Der kugelige Kern ist, entsprechend der geringen Größe der Zellen, ziemlich klein und meist in der Mitte des Plasmas gelegen (*nu.*). Im distalen Teile des Stieles, kurz bevor das Cönosark aus der Skelettröhre hervortritt, ändern die Entodermzellen ihre Form. Sie werden schmal und lang und stellen ein hohes Cylinderepithel dar, das sich auf Kosten des Ectoderms gewaltig entfaltet hat. Die Entodermzellen des Hydrocaulus weichen in mancher Beziehung von denen des Hydranthen ab. Es werden dort, sowohl was Form der Zellen, Kernlagerung, als auch Plasmastruktur anbelangt, wesentlich andre Verhältnisse vorgefunden werden.

c. Das Hydranthenköpfchen.

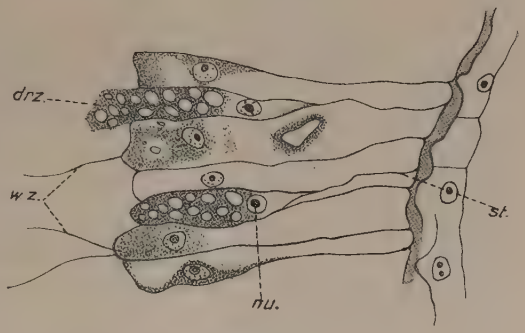
Die Hydranthen setzen sich von ihrem Stiel nicht deutlich ab, sodaß sich nur schwer eine Grenze zwischen ihnen und dem Hydrocaulus ziehen läßt (Taf. VIII, Fig. 6). In kontrahiertem Zustande kann man bei dem Polypen kurz nach Verlassen des Peridermbechers eine geringe Erweiterung des Weichkörpers feststellen, die allenfalls als Anfang des Hydranthenleibes bezeichnet werden kann. Die Tiere sind durchscheinend und von weißlicher Farbe. In ihrem Innern verläuft ein schwach rötlich gefärbter Strang, der sich durch den ganzen Körper verfolgen läßt und von Pigmentkörnchen des Entoderms herrührt. Die Hydranthen sind in ausgestrecktem Zustande schlank und haben, wie aus der Figur zu ersehen ist, cylindrische Gestalt. Dank der kräftigen Muskulatur besitzen sie ein sehr großes Kontraktionsvermögen, das ihnen gestattet, ihre Länge ganz beträchtlich zu reduzieren. In diesem Zustande nehmen sie eine gedrungene, keulenförmige Form an. Ein eigent-

liches, scharf abgesetztes Hypostom ist nicht vorhanden; der Hydranth behält vielmehr in seiner ganzen Länge annähernd dieselbe Dicke bei. Nur an seinem distalen Ende schwillt er zu einer kaum merklichen Erweiterung an, die die Mundöffnung trägt (*o.*). Über den ganzen Hydranthenleib, mit Ausnahme des proximalen untersten Teiles, stehen unregelmäßig verstreut die feinen fadenförmigen Tentakel. Sie laufen alle in einen scharf abgesonderten Knopf aus (*n. k.*), der eine große Menge radial angeordneter Nesselzellen enthält. Eine gesetzmäßige Verteilung der Arme ist nicht vorhanden, nur die obersten sechs, die Mundöffnung umstellenden Tentakel sind stets in einem Wirtel untergebracht. Ihre Zahl ist keineswegs konstant; je nach dem Alter der Tiere schwankt sie zwischen 50 und 70. Es verdient erwähnt zu werden, daß die *Gemmaria* des Mittelmeeres im allgemeinen sich durch den Besitz von weit mehr Armen von den nordischen Formen unterscheidet, die für gewöhnlich nur 40—50 Tentakel aufzuweisen haben. Dies hängt damit zusammen, daß die Neapler Species alle bisher gefundenen *Gemmaria*-Polypen beträchtlich an Länge übertrifft. In der Beschaffenheit der Arme läßt sich eine gewisse Gesetzmäßigkeit feststellen. Sie nehmen vom distalen nach dem proximalen Ende des Hydranthen allmählich an Länge ab, sodaß sich die längsten Arme im Bereiche der Mundöffnung finden, während sie proximal ziemlich kurz zu sein pflegen.

Histologie.

Das Ectoderm des Hydranthen stellt eine sehr dünne Lage typischen Plattenepithels dar, die nur in der Mundregion etwas kräftiger entwickelt ist. Interstitielles Gewebe ist nicht vorhanden. Dies hat zur Folge, daß im ganzen Hydranthenectoderm keine Nesselkapselbildungszellen noch sonstige Elemente embryonaler Natur anzutreffen sind. Nur fertige, auf der Wanderschaft begriffene Cniden sind gelegentlich zwischen den Zellen eingeschlossen. Alle Ectodermzellen des Polypen sind Epithelmuskelzellen und weisen an ihrem basalen, dem Gastrallumen zugekehrten Ende kontraktile Elemente auf. Diese stellen glatte, an beiden Seiten zugespitzte Fasern dar, die parallel zueinander in der Längsrichtung des Körpers verlaufen. Bei der Kontraktion des Polypen ist eine Verkürzung sämtlicher Längsmuskeln zu konstatieren, wobei der mittlere Teil der Fasern bedeutend an Dicke zunimmt. Die Oberfläche des Hydranthen wird von einer dünnen Cuticula gebildet, die das ganze Ectoderm in gleichmäßiger Weise überzieht.

Das Entoderm besteht aus hohem Cylinderepithel (Taf. VIII, Fig. 7). Die einzelnen Zellen sind lang und schmal und tragen an ihrem Ende ein bis zwei feine Wimpercilien, die frei in den Gastralraum hineinragen (*w. z.*). Das Plasma ist nicht gleichmäßig in der Zelle verteilt, sondern namentlich um den gastralwärts gelegenen Kern angehäuft. Ein unregelmäßiges Balkenwerk feinster Protoplasmastränge stellt die Verbindung mit den Wandungen der Zelle her. Hierdurch entstehen mehr oder weniger große, in der Form sehr verschiedenartige Vacuolen, die mit Zellsaft angefüllt sind. Nach der Mundöffnung zu werden die Entodermzellen etwas niedriger und protoplasmareicher. Im Bereiche des Hypostoms treten in großer Menge Drüsenzellen auf (Textfig. 10, *drz.*); sie liegen zwischen den andern Epithelzellen eingekeilt und sitzen für gewöhnlich mit einem Stiel an der Stützlamelle fest (*st.*). Sie haben becherförmige Gestalt und münden mit breiter Öffnung in den Gastralraum ein. Ihr Inhalt stellt ein enges Maschenwerk von Protoplasma dar, in dem zahlreiche Secretkörnchen eingelagert sind. Der Kern (*nu.*) ist ziemlich klein und meist am Grunde der Zelle gelegen. Sobald der Hydranth Nahrung aufnimmt, treten die Drüsenzellen in Tätigkeit, indem sie verdauendes Secret absondern. Jede dieser Zellen scheint nur einer beschränkten Secretion fähig zu sein. Aus embryonalem Gewebe werden zu ihrem Ersatz neue gebildet, die sich zwischen den Epithelzellen hindurchzwängen und allmählich an die Oberfläche gelangen, wo sie benötigt werden. Fig. 7, Taf. VIII zeigt verschiedene Stadien solcher Drüsenzellen, wie sie von unten her nachgeschoben und ergänzt werden. Die zwei jüngeren Secretionszellen (s_1 und s_2) dringen von der Stützlamelle nach oben vor, eine andre (s_3) ist schon an der Oberfläche angekommen und bereit, in Tätigkeit zu treten. Die Drüsenzellen entbehren stets der Geißeln; auch die allen übrigen Entodermzellen des Hydranthen charakteristische, circulär verlaufende Muskulatur fehlt ihnen, da sie oft überhaupt nicht an die Stützlamelle



Textfig. 10.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Entodermzellen aus dem Hypostom, zwischen denen in großer Anzahl Drüsenzellen liegen (*drz.*). Vergr. Oc. 3, Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

herantreten oder nur durch einen dünnen Stiel mit ihr in Verbindung bleiben.

Ich habe mit der kurzen Schilderung des Hydranthenentoderms in groben Zügen die Beschreibung der Amme von *Gemmaria implexa* var. *neapolitana* beendet und beabsichtige im folgenden Kapitel etwas spezieller auf das Vorkommen und den feineren histologischen Bau der Nesselzellen einzugehen.

5. Die Nesselzellen.

Im Leben der Nesselzelle sind drei verschiedene Phasen zu unterscheiden, die von jeder Cnide durchlaufen werden müssen:

1. Die Bildungsphase.
2. Die Wanderphase.
3. Die Aufstellungsphase.

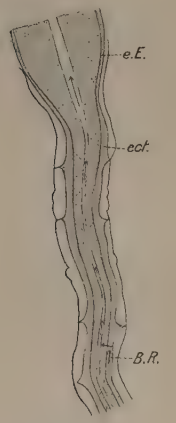
a) Zunächst einige Worte über die Bildungsphase oder den Ort, wo die Nesselzellen ihre Entstehung nehmen. Alle Cniden des Polypen entstehen im Ectoderm der mit Periderm umkleideten Weichteile der Kolonie, also in Hydrorhiza und Hydrocaulus. Im Metastom, d. h. dem eigentlichen Hydranthenkörper, sind niemals Entwicklungsstadien von Nesselkapseln anzutreffen. Diese Teile der Kolonie haben die Fähigkeit Cniden zu bilden verloren, und nur das Cönosark hat diese wichtige Funktion beibehalten. Die Bildung von Cniden aller Art in den proximal gelegenen Partien des Polypenstockes ist kein sekundärer Prozeß, der sich allmählich erst herausgebildet hat. Das Stiel- und Stolonenectoderm ist vielmehr, gleichwie das Ectoderm des Hydranthen es früher war, von jeher mit der Produktion dieser Elemente betraut gewesen. Es ist also der Vorgang eine durchaus primäre Erscheinung. Wir kennen ja heute noch Formen, wo die Bildung von Cniden noch dem ganzen Ectoderm der Kolonie zukommt; auch Übergangsstufen sind uns bekannt. Durch die weitgehende Differenzierung und Verzweigung der Kolonien und parallel mit der Entstehung des Periderms hat sich in bezug auf Nesselzellbildung im Laufe der Zeit eine Arbeitsteilung geltend gemacht. Das Hydranthenectoderm entzog sich mehr und mehr diesem »histogenetischen Vorgang«, bis es schließlich die Fähigkeit, Nesselzellen hervorzubringen, vollständig einbüßte, und diese Arbeit lediglich dem Stiel- und Stolonenectoderm verblieb.

Hier werden vom Bestehen der Kolonie an in ungeahnter Menge Cniden gebildet, die sich je nach dem Verbrauch auf den Tentakelknöpfen alsbald auf die Wanderschaft begeben oder längere Zeit am

Entstehungsort liegen bleiben. Der junge Hydranth kommt mit vollkommener Cnidenausrüstung zur Welt. Dies würde kaum möglich sein, wenn die hochdifferenzierten Elemente, zu deren Fertigstellung natürlich geraume Zeit nötig ist, erst am Verbrauchsort zur Entwicklung kämen. Somit ist eine frühzeitige Anlage dieser Gebilde durchaus gerechtfertigt, ja sogar dringend nötig.

b) Die Wanderphase: Daß die Nesselzellen im Ectoderm der Stolonen und des Hydrocaulus nicht zur Verwendung kommen können, liegt klar auf der Hand und geht schon aus der Tatsache hervor, daß diese Gebilde hier für gewöhnlich gar nicht an die Oberfläche gelangen, sondern nur in tieferen Schichten anzutreffen sind. Sie liegen basiepithelial und sind zumeist parallel der Stützlamelle gerichtet. Wie wäre auch eine Verwendung der Nesselorgane innnerhalb des starken Peridermrohres möglich! Ferner sei darauf hingewiesen, daß die Cniden, die im Stielectoderm auftreten, keineswegs vollkommene, fertige Gebilde darstellen, sondern noch für ihre Funktion wichtigerBestandteile entbehren. Diese feinen, letzten Differenzierungen werden erst dann gebildet, wenn die Nesselzelle an ihrem Verbrauchsorte angelangt ist. Sie erreicht ihn durch Wanderung. Daß Zellelemente sich in den Körperschichten der Hydroiden vorwärtsbewegen können, ist eine längst bekannte Tatsache. In Weismanns (28) epochemachendem Werk »Über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« wird in einwandfreier Weise nachgewiesen, daß die Keimzellen innerhalb des Polypenkörpers zu wandern vermögen. Auch die Wanderung der Cniden ist nichts Neues und wurde bereits von Jickeli (20), Schneider (25, 26) und Bedot (4) vermutet, die sich die eigenartigen Befunde nur durch die Annahme einer Migration dieser Elemente erklären konnten. Wirklich beobachtet und sicher nachgewiesen wurde dieser Vorgang freilich erst durch Murbach (24) an *Pennaria Cavolinii*. Dieser war es auch, der dem Problem der Bewegungsursache zuerst näherzukommen suchte. Durch sorgfältige Untersuchungen konnte er feststellen, daß die Cniden innerhalb des Ectoderms sich unter fortwährender Formveränderung ihres Cnidoblasten aktiv vorwärtsbewegen, wobei stets der Basalteil der Zelle in der Bewegungsrichtung voranschreitet. Am intensivsten beschäftigte sich jedoch Hadži (12) mit der Nesselzellwanderung, der eine ganze Anzahl Polypen daraufhin untersuchte und sogar bei Medusen ähnliche Verhältnisse nachweisen konnte. Bei den meisten der Formen, die der Forscher bearbeitete, fand die Bewegung intraectodermal statt. Die Cniden wanderten teils aktiv durch Pseudopodienbildung, teils passiv durch Druck des anstehenden Zell-

gewebes dem Verbrauchsorte zu, indem sie sich zwischen den Ectodermzellen hindurchzwängten und namentlich die intercellularen Zwischenräume als Passage benutzten. Ganz abweichende Resultate fand er bei *Tubularia*. Hier schlagen die Cniden einen weit komplizierteren Weg ein, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Die im Ectoderm des Stieles entstandenen Nesselzellen bewegen sich kurz oberhalb ihrer Bildungsstätte gegen die Stützlamelle vor, durchbohren diese und gelangen durch das Entoderm ins Stiellumen. Von hier werden sie mit der Gastralflüssigkeit nach den distalen Teilen des Hydranthen transportiert und kehren auf umgekehrtem Wege, durchs Entoderm und die Stützlamelle ins Ectoderm zurück. Wie erklärt nun Hadži dieses eigentümliche Verhalten? Es liegt die Frage nahe: Warum wandern die Cniden bei *Tubularia* nicht auch intraectodermal, und was veranlaßt sie, ihren Weg durch das Entoderm zu nehmen? Der Forscher denkt sich diesen Vorgang folgendermaßen. Er stellte fest, daß das distale Stielectoderm wesentlich von den proximal gelegenen Zellen des Hydrocaulus abweicht. Während dort überall Intercellularräume vorhanden sind, die den Cniden gestatten, leicht vorwärts zu dringen, weist das obere Stielectoderm derartige Lücken nicht auf und ist für wandernde Nesselzellen unpassierbar. Dieser eigentümlichen Zellstruktur haben sich die Cniden in der Weise angepaßt, daß sie den Engpaß mieden und die kritische Stelle zu umgehen suchten. Sie erreichten das, indem sie sich ihren Weg durchs Entoderm bahnten. Hadži nimmt übrigens an, daß die kombinierte Wanderungsweise sekundärer Natur ist und auch hier diese Elemente früher rein intraectodermal gewandert sind.



Textfig. 11.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Optischer Schnitt durch den Hydrocaulus, der die verschiedene Beschaffenheit des Stielectoderms zeigen soll. Proximal, dicke Ectodermlage, aus Deckzellen und interstitiellem Gewebe bestehend; distal, Ectodermdecke bedeutend flacher, ohne embryonale Zellen und intercellulare Zwischenräume. *B.R.*, Weg, den die Nesselzellen bei ihrer Wanderung einschlagen. Vergr. 30. Ungefärbt.

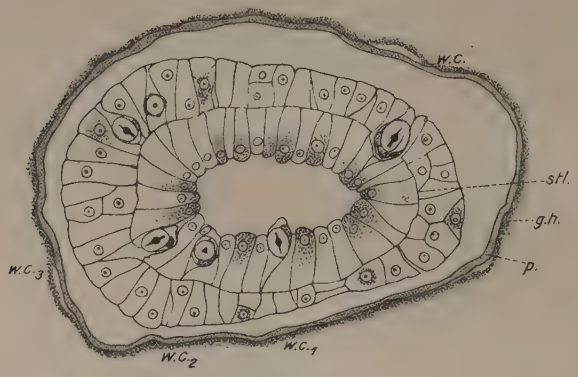
Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Polypen von *Gemmaria*. Auch hier ist das Ectoderm, wie ich zeigen konnte, im distalen Teile des Hydrocaulus anders gestaltet als in den proximalen Partien. Ich erwähnte bereits, daß das obere Stielectoderm einen eng geschlossenen Zellverband darstellt, der keine Intercellularräume aufweist und für die Wanderung von Nesselzellen daher völlig ungeeignet ist. Dies

mag der Hauptgrund dafür gewesen sein, daß die Cniden bei ihrer Wanderung einen andern Weg einschlugen und auf dem Umwege durch die Stützlamelle und das Entoderm befördert werden mußten (Textfig. 11, *B. R.*). Doch noch ein andrer Umstand dürfte meiner Meinung nach bestimmend für die Änderung der Bewegungsrichtung gewesen sein; ich meine die schnellere Beförderung der Wandercniden nach ihrem Verbrauchsorte. Die intraectodermale Wanderung geht naturgemäß sehr langsam vor sich, namentlich wenn größere Strecken zu durchlaufen sind. Im Stiel- und Gastrallumen dagegen können sich diese Elemente dank der Unterstützung durch die Wimperbewegung der Entodermzellen bedeutend schneller vorwärtsbewegen und in viel kürzerer Zeit da, wo sie gebraucht werden, eintreffen. Diese Beschleunigung wird sich besonders dort geltend machen, wo es sich um eine Wanderung nach den distalen Tentakeln handelt, die natürlich den größten Verbrauch an Cnidenmaterial aufzuweisen haben. Es ist selbstverständlich für die Kolonie von der größten Wichtigkeit und Bedeutung, wenn die verbrauchten Vorräte an Nesselzellen so schnell als möglich ersetzt werden können.

aa) Die Art und Weise der Bewegung.

Alle Nematocysten wandern, indem ihr basaler Teil, der die Hauptmasse des Plasmas und den Kern enthält, in der Bewegungsrichtung voranschreitet. Die Wanderung erfolgt teils aktiv, teils passiv. Die Eigenbewegung der Nesselzellen kommt durch Formveränderung ihres Cnidoblasten zustande. Dieser ist fähig, pseudopodienartige Ausläufer auszusenden, die zwischen die Zellen des Ectoderms oder Entoderms eindringen und die Cniden nach sich ziehen (Textfig. 12). Gelegentlich spitzt sich das Plasma keilförmig zu, was bei der Durchbohrung der Stützlamelle eine wichtige Rolle spielen dürfte. In der Figur kann man sehr schön sehen, wie die Stützmembran (*stl.*) durch die wandernden Nesselzellen (*w. c.*) allmählich mehr und mehr vorgewölbt wird, bis sie schließlich zerreißt und den Zugang zum Entoderm freigibt. Einige Cniden ($w.c._1$, $w.c._2$) haben sie bereits passiert und stehen im Begriff, ins Stiellumen vorzudringen, eine andre ($w.c._3$) hat soeben ihre Durchbohrung und Sprengung herbeigeführt und kann nun ungehindert ins Entoderm eintreten. Im Cönosark ist die Nesselzelle lediglich auf ihre Eigenbewegung angewiesen, da es hier keine kontraktilen Elemente gibt, die ihr bei der Beförderung behülflich sein könnten. Diese Faktoren, die sich in Struktur- und Druckveränderungen der die Cniden umgebenden Zellen äußern, dürften erst bei der Bewegung der Nessel-

zellen im Hydranthen selbst fördernd eingreifen. Ich möchte sie jedoch keinesfalls wie Hadži verwerfen, sondern glaube, daß sie bei der Migration dieser Elemente einen gewissen, gar nicht so unbedeutenden Anteil nehmen. Der Vollständigkeit wegen sei an dieser Stelle nochmals erwähnt, daß auch der Wimperschlag der Entodermzellen und die damit verbundene Strömung im Gastralraum die Nesselzellen in ihrer Bewegung weitgehend unterstützen. Nach Hadži (12) soll der Cnidoblast, bevor er in das Stiellumen eintritt, seine Beschaffenheit ändern, indem er sich aufbläht und vacuolenreich wird. Der Forscher glaubt hierin eine Herabsetzung des spezifischen Gewichtes der Cnide und ihre Vorbereitung auf das Schwimmen in der Gastralflüssigkeit bedingt zu



Textfig. 12.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Wandernde Nesselzellen innerhalb des Hydrocaulus. Die Cniden entstehen im Ectoderm der mit Periderm umkleideten Weichteile der Kolonie, durchbohren die Stützlamelle und wandern durchs Entoderm in den Gastralraum ein, um nach Passieren des sie in ihrer Bewegung hindernden, distal verengten Stielectoderms auf umgekehrtem Wege ins Ectoderm zurückzukehren. Vergr. 750. Heid.-Häm.

sehen. Ich konnte derartige Strukturveränderungen im Innern des Plasmas nicht feststellen. Der Cnidoblast wird allerdings etwas flacher und plattet sich ab. Hierdurch tritt zweifellos eine Vergrößerung seiner Oberfläche ein, die eine Zunahme der Tragfähigkeit der Nesselzelle sehr wohl zur Folge haben mag. Vacuolen treten jedoch niemals im Cnidoblasten auf.

bb) Der Bewegungsreiz.

Was veranlaßt nun die Cniden, nach den Tentakeln zu wandern? Hadži nimmt einen besondern Reiz an, der erst ausgelöst werden muß, ehe sich die Nesselzellen auf die Wanderschaft begeben. Dies geht deutlich aus der Tatsache hervor, daß diese Elemente nicht sofort nach

ihrer Entstehung zu wandern beginnen, sondern in fertigem Zustande oft lange Zeit im Stielectoderm liegen bleiben und sich hier zu ganzen Vorratskammern anhäufen können. Ich konnte an der Hand zahlreicher Individuen feststellen, daß die Nesselzellen nicht immer in derselben Anzahl, gleichsam automatisch wandern, sondern zur Zeit eines vergrößerten Verbrauchs, der durch Regeneration bedingt sein kann, weit reichlicher aufzutreten pflegen. So zeigte ein Polyp, der sich am Tentakelknopf verletzt hatte und denselben zu regenerieren begann, im Umkreise der Basis des Armes und auf diesem selbst bereits eine große Anzahl von Nesselzellen, die sicher zum Ersatz der verlorengegangenen Wehrorgane herbeigeeilt waren. Hieraus geht hervor, daß die Wandercniden in irgendeiner Weise Kenntnis von den Vorgängen innerhalb des Hydranthenkörpers erhalten müssen. Ebenso wie die Verletzungen des Polypen eine Wanderung dieser Elemente hervorzurufen vermögen, wird wahrscheinlich auch die Explosion der Nesselzellen einen gewissen Reiz ausüben, der den Anstoß zur Nachbeförderung frischen Cnidenmaterials gibt. Hadži (12) sieht in diesem Reiz nicht nur den Grund zur Bewegung überhaupt, sondern glaubt annehmen zu müssen, daß den wandernden Nesselzellen hierdurch auch die Richtung nach dem Ort ihres Verbrauches angegeben wird. Dies ist zweifellos richtig. Wie wäre es sonst zu erklären, daß die Cnide gerade dahin wandert, wo sie gebraucht wird! Es hinge die Lösung dieser schwierigen Aufgabe ja sonst vom blinden Zufall ab. In welcher Weise der Richtungsreiz der wandernden Nematocyste übermittelt wird, entzieht sich freilich noch vollständig unsrer Beurteilung, und wir müssen es späteren Forschungen überlassen, diesem Problem näher zu kommen.

Bevor ich auf die Differenzierungen eingehe, die die Wandercniden in den Tentakelknöpfen erfahren, d. h. mich der Aufstellungsphase dieser Elemente zuwende, sehe ich mich veranlaßt, einige kurze Bemerkungen über die verschiedene Form und Struktur der im Stiel- und Stolonenectoderm auftretenden Nesselzellen zu machen.

c. Morphologie und Histologie der Wandercniden.

Es sind drei Arten von Nesselzellen scharf voneinander zu scheiden:

1. Nesselzellen mit kleiner ovaler Kapsel.
2. Nesselzellen mit größerer ovaler Kapsel.
3. Nesselzellen mit großer bohnenförmiger Kapsel.

Was die Häufigkeit und Verteilung der drei verschiedenen Formen anlangt, so überwiegen an Zahl die kleinen eiförmigen Kapseln die beiden übrigen ganz bedeutend. Sie finden sich in großer Menge im Ecto-

derm des Stolo und Hydrocaulus und liefern das Hauptmaterial für die terminalen Nesselknöpfe der Tentakel. Nicht so häufig, aber doch ebenfalls in ziemlicher Anzahl, treten die größeren ovalen Kapseln auf; sie finden gleichwie die kleinen Cniden in den Armen Verwendung und sind zwischen ihnen unregelmäßig verteilt angeordnet. Am seltensten kommen die bohnenförmigen Nesselkapseln vor. Ich konnte sie nur in der Gegend des Mundes nachweisen und vermute, daß dies der Schauplatz ihrer Tätigkeit ist. Sie bilden jedoch keinen dichten Nesselring, sondern sind vielmehr ganz unregelmäßig und spärlich im Hypostomectoderm verteilt. Gelegentlich können sie auch in den Tentakelknöpfen zur Aufstellung kommen. Die Bildung dieser letzten Nematocystenform fällt lediglich dem Stielectoderm zu. An der Produktion der beiden andern Cnidenarten sind Hydrorhiza und Hydrocaulus in gleichem Maße beteiligt.

Ich wende mich jetzt zum feineren histologischen Bau dieser Elemente und beginne mit der Beschreibung der bohnenförmigen Nesselzelle (Taf. VIII, Fig. 8). Die bohnenförmigen Nematocysten zeichnen sich neben ihrer abweichenden Gestalt durch den weit einfacheren Bau von den beiden übrigen Cnidenarten aus. Die Wandung der Kapsel setzt sich aus zwei Lagen zusammen, einer äußeren dicken Schichte, der Sclera (*sc.*), und der ihr eng anliegenden dünnen Membran, der Propria (*pr.*). Die ruhende Cnide ist von dem langen Nesselfaden (*n.f.*) erfüllt, der in ziemlich willkürlichen Windungen um den etwas kräftigeren Achsenkörper (*ax.*) aufgewickelt ist. Das achsiale Anfangsstück des Fadens entbehrt der Stilettbewaffnung, und auch der übrige Teil des Schlauches zeigt einen äußerst einfachen Bau. Er ist in seinem ganzen Verlaufe vollkommen glatt und nirgends mit Börstchen oder kleinen Widerhaken besetzt. Das bohnenförmige Nesselbläschen ist im Cnidoblasten eingebettet und allseitig vom Plasma umgeben (*cbl.*). In der seitlichen Vertiefung der Kapsel, die durch ihre eigentümliche Gestalt bedingt wird, liegt der große brotlaibartige Zellkern (*nu.*), der sich der Wandung des Bläschens dicht anschmiegt. Wie bei allen wandernden Nematocysten, so fehlt auch hier zunächst das Cnidocil. Dieses differenziert sich weit später aus dem Plasma heraus und wird erst angelegt, nachdem die Nesselzelle an ihrem Verbrauchsorte angelangt ist.

Die beiden andern Cnidenarten ähneln sich vollkommen in ihrem Bau und unterscheiden sich lediglich durch ihre Größe voneinander. Ich will mich daher begnügen, hier nur die großen ovalen Nesselkapseln zu schildern, und allein darauf hinweisen, daß die Ergebnisse gleichwohl

für die kleineren Cniden gelten, wie dies aus den Zeichnungen entnommen werden kann.

Die Kapsel besteht auch hier wiederum aus zwei deutlich zu unterscheidenden Membranen, einer inneren feinen und einer äußeren derben Schicht (Taf. VIII, Fig. 9 *a* u. *b*). Die innere Lage (Propria) geht direkt in den Achsenkörper über (*ax.*), an dessen Innenwand drei kräftige, dolchartig zusammengelegte Widerhaken sitzen (*sti.*). Dieser verjüngt sich dann allmählich und setzt sich in ein dünneres Halsstück fort, um schließlich in den Faden selbst überzutreten (Taf. VIII, Fig. 10, *ha.*). Der Nesselschlauch der ovalen Cniden ist nicht sehr lang und in vier bis fünf regelmäßigen Windungen um den achsialen Körper aufgerollt. Die äußere Kapselmembran, die Sclera, ist an ihrem oberen Pol nicht geschlossen, sondern läßt eine kleine, bald runde, bald mehr elliptische Öffnung frei, durch die der Faden ausgeschleudert wird (Taf. VIII, Fig. 9 *a*, *ö.p.*). Das Nesselbläschen wird allseitig vom Plasma eingeschlossen, das jedoch nicht gleichmäßig die Cnide umgibt. Am distalen Ende der Nematocyste stellt es einen ganz dünnen Belag dar, der allmählich an Mächtigkeit zunimmt und im unteren Teil des Cnidoblasten seine größte Dicke erreicht (Taf. VIII, Fig. 11 *cbl.*). Im Entladungspol findet sich eine dreieckige Öffnung im Cnidoblasten, die bei der ruhenden Kapsel durch einen Deckel abgeschlossen ist (Taf. VIII, Fig. 12 u. 13, *dr.ö.*). Dieser Deckel liegt der Sclera dicht auf und versperrt auf diese Weise den Zugang nach dem Innern der Cnide. Bei der Explosion der Nematocyste wird der Verschluß gesprengt. Hierbei dürften die spitzen Stilette des Achsenkörpers, die bei dem Ausstülpungsprozeß naturgemäß zuerst hervortreten, eine nicht unbedeutende Rolle spielen. In einigen Fällen konnte ich an entladenen Kapseln feststellen, daß der Verschluß in unregelmäßige Lappen zerfetzt war, was mir für eine Durchbohrung des Deckelchens durch die scharf zugespitzten Widerhaken zu sprechen scheint. Der Zellkern ist für gewöhnlich schräg unten im Cnidoblasten gelegen und gemäß der Form des Nesselbläschens an seiner Innenseite schwach eingebuchtet (Taf. VIII, Fig. 9 *a*, *nu.*). Im Plasma der Cönosarkcniden sind bereits einige wichtige, weitere Differenzierungen vor sich gegangen, auf die ich noch eingehen muß. Die ovalen Nesselkapseln von *Gemmaria* sind mit einem komplizierten Muskelapparat ausgestattet, der bei der Entladung dieser Elemente in hervorragendem Maße beteiligt ist. Bei den kleineren Cinden kann man vier, bei den größeren sechs einfache, längsverlaufende Muskelfibrillen wahrnehmen (Taf. VIII, Fig. 9 *a*, 11, 14, 15, *lm.*), die, meist etwas gewellt oder spiralig gedreht, Meridianen gleich vom un-

tern Cnidoblastenende nach dem oberen Pol der Kapsel laufen, wo sie kurz unterhalb des Deckels fein ausgezogen endigen. Neben diesen Längsmuskeln fällt noch ein eigentümliches, knäuelförmiges Gebilde auf, das auf der dem Kern gegenüberliegenden Seite im Plasma gelegen ist und einen großen Teil des Nesselbläschens verdeckt (Taf. VIII, Fig. 9 *a* u. *b* und Taf. IX, Fig. 16, *f.k.*). Es setzt sich aus vielen, bunt durcheinanderlaufenden Windungen zusammen, die jedoch alle nur von einem einzigen Faden gebildet werden. Man kann sich hiervon leicht an den kleinen ovalen Nematocysten überzeugen, wo sich das Fadenknäuel aus weit weniger Windungen zusammensetzt, die eine Beobachtung über den Verlauf des Fadens gestatten. Weitere Angaben lassen sich über dieses fragwürdige Gebilde hier zunächst nicht machen, da es in den Wandercniden noch nicht fertig ist, und sich die letzten Differenzierungen desselben erst am Aufstellungsorte der Nesselzelle bilden. Ich will nur vorausbemerken, daß es von den meisten Forschern ebenfalls als Muskelfaser angesehen wird, eine Ansicht, zu der auch ich mich aus später zu erörternden Gründen bekennen möchte. Der reizleitende Apparat fehlt den wandernden Nematocysten. Ich werde später Gelegenheit haben, auf alle akzessorischen Bestandteile, zu denen auch das Cnidocil gehört, einzugehen, beziehentlich ihre weitere Entwicklung zu schildern.

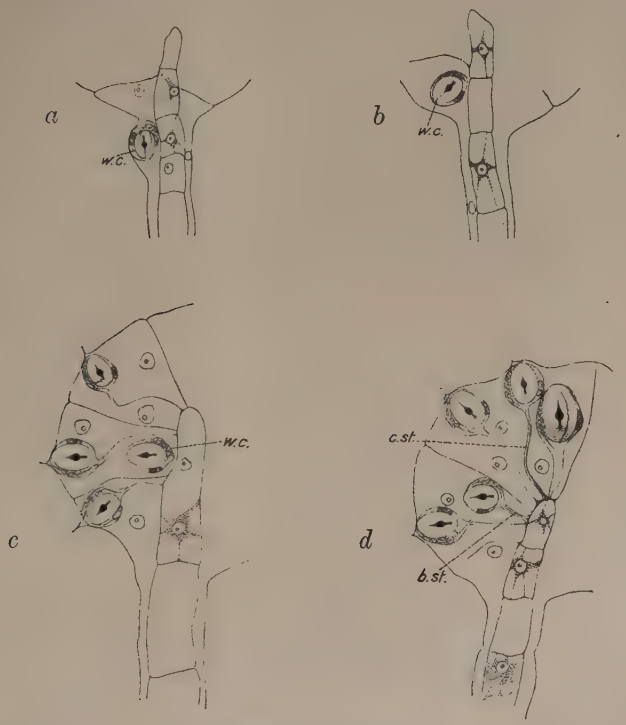
Ich komme nunmehr zur letzten der drei Phasen im Leben der Nesselzelle, nämlich zur

d. Aufstellung der Cniden am Verbrauchsorte.

Nachdem die Nematocyste im Tentakelknopf angelangt ist, wird sie nach einigen Veränderungen gebrauchsfertig. Der erste Schritt hierzu liegt darin, daß die Zelle sich orientiert und so dreht, daß ihr basaler Pol der Stützlamelle zugewandt ist (Textfig. 13 *a*—*c*, *w. c.*). Dann verschmilzt das am unteren Ende des Cnidoblasten angehäufte, den Kern enthaltende Plasma mit der Stützmembran und setzt sich mit breiter, fladenförmiger Basis an ihr fest (Textfig. 13 *d*, *b. st.*). Oberhalb der Verschmelzungsstelle wird der Plasmastrang allmählich dünner und wächst schließlich zu einem feinen Stiel aus, durch den die Cnide an die Oberfläche des Tentakelknopfes befördert wird. Dieser Fortsatz entspringt übrigens merkwürdigerweise nicht in der Mitte des Cnidoblasten, sondern geht meist seitlich von der Zelle ab (Textfig. 13, *c. st.*).

Die Orientierungsweise der Nesselzellen, die also darin besteht, daß sich die betreffende Cnide zunächst festheftet und dann nach der Tentakeloberfläche vorgeschoben wird, ist entschieden auffallend und

sonderbar. Wäre es zwecks rascherer Aufstellung nicht bedeutend einfacher, wenn sich die Nematocysten erst einen Platz an der Oberfläche der Arme sichern würden, bevor sich ihr Cnidoblast zur Stielbildung anschickt? Durch die umständliche Orientierungsweise erklärt es sich, daß die Plasmafäden durchaus nicht immer gerade verlaufen, sondern oft knieförmig gebogen sind und selbst zickzackartig gestaltet sein können (vgl. Textfig. 13 *c*). An ihrer Basis gehen sie viel-

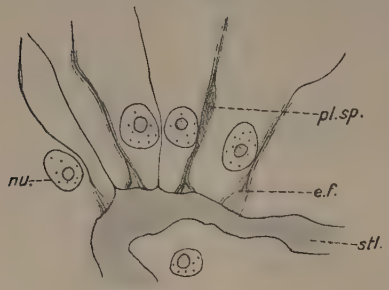


Textfig. 13*a—d*.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Wanderung der Cniden nach dem Tentakelknopf, Art und Weise ihrer Aufstellung und Weiterentwicklung. Vergr. *a* und *b* 360; *c* und *d* 430. Heid.-Häm.

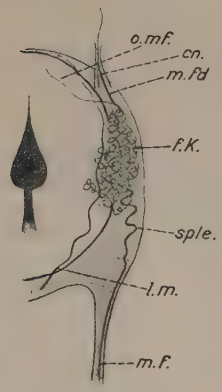
fach ineinander über. Hierdurch wird eine größere Haftfläche geschaffen und die Zugfestigkeit der Stiele wesentlich erhöht. Zumeist weisen diese Gebilde in ihrem Verlauf annähernd dieselbe Stärke auf; nur gelegentlich sind sie in ihrem proximalen Teile, d. h. kurz oberhalb der Verschmelzungsstelle mit der Stützmembran, spindelig angeschwollen (Textfig. 14, *pl. sp.*). Hand in Hand mit der Ausbildung des Cnidoblastenstieles gehen die letzten Differenzierungen im Plasma der Nessel-

zelle vor sich, um die Cnide schußfertig zu machen. Zunächst erfährt das knäuelförmige Band, das uns bereits in den wandernden Nematocysten begegnet ist, eine tiefgreifende Weiterentwicklung und Umgestaltung. Das spiralig aufgerollte Fadenknäuel wächst mit seinem unteren Ende in den Plasmastiel der Nesselzelle hinein und dringt bis zur Stützlamelle vor, mit der es innig verschmilzt (Taf. IX, Fig. 17). Dieser Strang verläuft bei den ruhenden Cniden geradlinig und setzt sich, wenigstens in seinem proximalen Teile, aus mehreren Längsfäserchen zusammen, die sich in die Stützmembran einbohren und auf diese Weise eine äußerst solide Verankerung des ganzen Nesselapparates bewerkstelligen (vgl. Textfig. 14, *e.f.*). In den oberen Partien des Fadens liegen die Fäserchen so dicht aneinander, daß sich eine Trennung in Einzelfibrillen nicht wahrnehmen läßt. Da, wo der mediane Strang in das dichte Fadenwickel übertritt, ist er spiralig gewunden (Taf. IX, Fig. 17 u. Textfig. 15, *sple.*). Die einzelnen Touren sind ziemlich eng und regelmäßig, wechseln aber an Zahl je nach der Größe der Cniden ganz beträchtlich. Je weiter sie sich von dem Knäuel entfernen, um so flacher werden die Spiralwindungen, bis sie schließlich ganz verschwinden und der Faden vollkommen gestreckt verläuft. Nach oben zu setzt sich das unregelmäßig aufgewickelte Band ebenfalls in eine Faser fort, die an der einen Seite der Kapsel entlang zieht und neben dem Öffnungspol oder kurz unterhalb desselben endigt (Textfig. 15, Taf. IX, Fig. 17 *o.mf.*). Nach Will (29) soll das eigenartige Fadenwickel oder »Lasso« einen wesentlich andern Verlauf nehmen und am Achsenkörper der Nesselzelle inseriert sein. Der Faden schlägt seiner Meinung nach folgenden Weg ein: »Nach oben



Textfig. 14.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Muskelstiele und Plasmastränge, durch welche die Nematocysten an der Stützmembran festsitzen. Vergr. Oc. 5. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.



Textfig. 15.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Schema über den Verlauf des muskulösen Fadenknäuels. Das Cnidocil tritt bis an das Lasso heran.

zu zieht das vordere Ende des Lassos in einigen eleganten Windungen an der einen Kapselseite entlang — es schien in allen Fällen die dem Cnidocil gegenüberliegende zu sein —, um von der Cnidocilbasis äußerlich am Halsteil des Nesselfadens zu verlaufen. Obwohl die Färbungsintensität hier allmählich abnimmt, konnte ich es doch bis über die Ansatzstelle der großen Sperrhaken verfolgen, sodaß ich annehmen muß, daß es sich in der Wand des Halsteiles anheftet.« Ich glaube nicht, daß Wills Ansicht haltbar und richtig ist. Wenn das Knäuel wirklich am Achsenkörper festsitzen sollte, was ich nach meinen Beobachtungen sehr bezweifeln möchte, so müßte angenommen werden, daß der Faden in die geschlossene Kapsel hineingewachsen ist. Dies erscheint mir mehr als unwahrscheinlich und gestaltet den Vorgang der Explosion des Bläschens verwickelter als er es in Wirklichkeit ist. Daß der Forscher bei einigen ausgeschleuderten Cniden die dünne Faser am Achsenkörper festhaften sah, mag eine rein zufällige Erscheinung gewesen sein, die keinesfalls als Norm für den Entladungsvorgang anzusehen ist. Ich verwandte besondere Mühe und Sorgfalt auf die Untersuchungen über den Verlauf des Lassos und habe sowohl intakte als auch explodierte Nematocysten daraufhin geprüft. Niemals konnte ich den Faden weiter als bis kurz unterhalb der Kapselöffnung oder etwas seitlich von ihr verfolgen, wo er scharf und deutlich abgesetzt endigte. Bei der Entladung der Cniden wird das Knäuel nicht, wie Will anzunehmen gezwungen ist, entrollt, sondern zeigt ganz im Gegenteil die Tendenz, sich noch enger aufzuwickeln und zusammenzuschnurren.

Was für eine Funktion übt das fragwürdige Gebilde nun eigentlich aus?

Will (29) spricht dem Lasso nebst seinem Stiel ein gewisses Kontraktilitätsvermögen zu und hält es für einen komplizierten Muskel, der bei dem Entladungsprozeß der Cnide hervorragenden Anteil nimmt. Ferner glaubt er, daß ihm noch eine zweite, rein mechanische Rolle zufällt, die darin besteht, ein Herausreißen der Kapsel aus dem Zellverbande des Ectoderms zu verhindern. Er nimmt an, daß dem Knäuel dank seiner spiraligen Aufwicklung eine gewisse Elastizität eigen ist, die auf von außen ziehende Kräfte regulierend wirkt. Auch der Cnidoblastenstiel erhält durch die achsiale Muskelfaser eine weit größere Zugfestigkeit und läuft nicht so leicht Gefahr, durch die Bewegungen gefangener Beutetiere zerrissen zu werden. Toppe (27) vertritt ebenfalls den Standpunkt, daß das Fadenknäuel muskulösen Charakter trage. Er konnte zwar keine Kontraktion des Lassos selbst feststellen, wohl aber beobachten, daß der achsiale Muskelstrang, der den Cnido-

blastenstiel durchzieht, in einigen Fällen spiralig zusammengeschnurrt war. Es handelte sich hierbei durchweg um explodierte Cniden, während die intakten Nesselzellen keine Veränderungen der Muskulatur aufzuweisen hatten. Auch ich habe bei *Gemmaria* an entladenen Nematocysten sehr schön eine Verkürzung des Stielmuskels wahrnehmen können, welche die Resultate früherer Autoren in jeder Beziehung bestätigen. Der Faden schnurrt namentlich in seinem untern, der Stützlamelle zugekehrten Teile in enorm kleine, gelegentlich etwas weitere Spiralwindungen zusammen, die oft nur schwer auseinanderzuhalten sind und dem Muskelstiel eine fein-wellige Struktur verleihen (Taf. VIII, Fig. 10 *spw.*). Auch am Fadenknäuel lassen sich bei den explodierten Cniden geringe Veränderungen feststellen. Wenngleich es mir nicht gelang, wegen der dichten Aufwicklung des Bandes die einzelnen Spiraltouren zu verfolgen und auf Kontraktion zu untersuchen, so konnte ich doch ganz deutlich eine Verkleinerung des ganzen Lassos wahrnehmen. Wenn man nebeneinander zwei Nesselkapseln beobachtet, von denen sich die eine im Ruhezustande befindet, während die andre bereits entladen wurde, so kann man sich ohne Schwierigkeit davon überzeugen, daß das Fadenknäuel in der intakten Cnide lockerer aufgewunden ist und einen weit größeren Raum einnimmt als in der verbrauchten Nematocyste. Hieraus läßt sich mit einiger Sicherheit schließen, daß auch das Lasso kontraktil ist und am Entladungsvorgange der Nesselzelle Anteil nimmt. Daß dem spiralig verschlungenen Faden außer seiner Funktion als Muskel noch eine gewisse Elastizität zukommt, ist sehr wohl denkbar. Wenn man in Erwägung zieht, daß oft kräftige Beutetiere von den Polypen gefangen werden — ich konnte namentlich an frischem, eben eingebrachten Material diese Beobachtung machen —, so dürfte eine elastische Fähigkeit des Lassos sehr angebracht sein. Durch die Insertion des Stielmuskels an der Stützlamelle einerseits und die Umklammerung der Kapsel durch das Fadenknäuel und die muskulösen Längsfasern andrerseits wird eine weitgehende Sicherung und Verankerung der Cniden bewerkstelligt. Doch noch andre Vorkehrungen sind getroffen, um ein Herausschlüpfen der Nesselkapsel aus ihrer Plasmahülle zu verhindern. Am Entladungspol zeigt der Cnidoblast im ganzen Umkreise der dreieckigen Öffnung eine feine radiäre Streifung. Es scheint sich hierbei um stäbchenförmige Versteifungen des Plasmarandes zu handeln, die bezwecken, die Cnide in ihrer Bildungszelle zurückzuhalten. Bei den kleinen Nematocysten sind diese Gebilde sehr fein und zart gestaltet und zumeist sternförmig angeordnet (Taf. VIII, Fig. 13, *str. V.*). Bedeutend

schärfer und prägnanter treten sie bei den größeren ovalen Nesselzellen hervor, wo sie die Entladungsöffnung gleichmäßig umstellen und sich ähnlich den Muskelfasern der Cnide mit HEIDENHAIN tiefblau färben (Taf. VIII, Fig. 12, *str. V.*). Die Stäbchen laufen nach oben trichterförmig zusammen und setzen sich nach unten schwach divergierend eine kurze Strecke weit ins Plasma fort, um schließlich scharf abgeschnitten zu endigen. Mit den Muskeln treten diese Gebilde niemals in Verbindung.

Noch eines letzten wichtigen Bestandteiles der Nesselzelle muß kurz Erwähnung getan werden, des Cnidocils. Dieses gehört zu den Differenzierungen, die zuletzt im Plasma vor sich gehen. Es nimmt seinen Ursprung im Cnidoblasten und sitzt stets seitlich neben dem Öffnungspol der Kapsel, und zwar auf derselben Seite, auf der auch das Fadenknäuel gelegen ist (Taf. IX, Fig. 17, Textfig. 15 *cn.*). Eine Cnidocilröhre im Sinne JICKELIS (20), der eine cylindrische protoplasmatische Umkleidung des Faserhärchens annimmt, ist nicht vorhanden. Wohl aber kann man neben dem eigentlichen Cnidocil oder der Achsenfaser (*mfd.*) mehrere Nebenstäbchen (*nfd.*) wahrnehmen, die die mittlere Borste köcherartig umschließen und in ihrem oberen Teile nach Durchbrechung der Cuticula zu einer Röhre verschmelzen. Nach unten zu verlaufen diese »Begleitstäbchen«, wie sie TOPPE (27) nennt, schwach divergierend und setzen sich noch ein gut Teil ins Plasma fort, wo sie plötzlich scharf abgestutzt enden. Diese Fasern sind sicher lediglich dazu bestimmt, das eigentliche, sehr zarte Cnidocil zu stützen, und dürften mit der Reizleitung selbst nichts zu tun haben. Die mittlere Borste des Cnidocilapparates (*mfd.*) dringt tief ins Plasma ein, biegt in ihrem unteren Teile scharf ab und tritt bis an das Fadenknäuel heran. Nach oben zu überragt das Cnidocil die Begleitstäbchen ebenfalls um ein weniges und endet schließlich haarfein ausgezogen. Eine Angabe darüber, daß der reizleitende Apparat mit dem Lasso in Verbindung tritt, habe ich nirgends in der Literatur auffinden können. Bei *Gemmaria* ist sie zweifellos vorhanden, und ich halte diese Beobachtung deswegen für wertvoll, weil sie uns Aufschluß über die Funktion des komplizierten Muskelapparates gibt. Man hat ja von jeher dem Cnidocil die Fähigkeit zugesprochen, Reize aufzunehmen und weiterzuleiten, war sich aber nicht darüber klar, in welcher Weise diese der Muskulatur übermittelt werden. Bei den Nesselzellen von *Gemmaria* wird der aufgenommene Reiz direkt auf das Lasso und weiter auf den Stielmuskel übertragen, und auf diese Weise eine Kontraktion der muskulösen Elemente bewirkt. Die Längsmuskelfasern werden nicht direkt

innerviert. Hier wird der Reiz wahrscheinlich durch das Zellplasma mitgeteilt.

e. Der Einfluß der Muskulatur auf den Entladungsvorgang der Cnide.

Die Wirkung dieses Muskelapparates ist ohne weiteres klar und einleuchtend und für den Entladungsprozeß von der größten Bedeutung. Durch die Kontraktion der Muskulatur wird ein Druck auf die elastische Wandung der Kapsel ausgeübt, was zunächst die Kompression des Bläschens und die Sprengung des Deckels zur Folge hat. Ist nun hiermit die Rolle der kontraktilen Fasern beendet, oder nehmen sie noch weiteren Anteil bei der Ausstülpung des Nesselfadens? Dies ist eine vielumstrittene Frage, die bis heute nicht geklärt ist. Es würde zu weit führen, auf die verschiedenen Theorien, die über den Explosionsvorgang der Nesselkapseln aufgestellt worden sind, des näheren einzugehen. Nur wenige kurze Bemerkungen seien mir hierüber gestattet. Einige Forscher leugnen das Vorhandensein einer Nesselzellmuskulatur ja heute noch vollständig und nehmen andre Faktoren zur Erklärung des Entladungsproblems zu Hilfe. Ich erinnere nur an die Theorie Iwanzoffs (21), der als Hauptursache der Explosion die Quellbarkeit des Nesselsecrets ansieht. Durch Untersuchungen von Will (29) an lebenden, intra vitam gefärbten Syncorynen hat es sich jedoch herausgestellt, daß der Kapselinhalt keineswegs gallertig gelatinös ist, sondern als leicht bewegliche, tropfbare Flüssigkeit von großem Kapillarvermögen zu denken ist. Will sieht lediglich die Muskulatur der Nesselzelle und die Elastizität ihrer Kapselmembran als wichtigste Kraftquellen bei dem Entladungsvorgang an. Eine mitwirkende, aber untergeordnete Rolle spielen seiner Meinung nach noch einige andre Faktoren, unter denen Muskelkontraktionen des Polypen, Elastizität der Schlauchwand usw. zu nennen sind. Anders Toppe! Wenngleich unbedingter Anhänger der Muskeltheorie, so glaubt er doch auch an eine Quellbarkeit des Kapselinhaltes. Eingeleitet durch Muskelkontraktionen »wird der Entladungsvorgang erst vollendet durch Aufquellung des Secretes« der Nematocyste. Meiner Meinung nach bedarf es außer der Muskulatur und der Annahme einer elastischen Wandung des Bläschens keiner weiteren Kraftquelle, um die Cniden zur Explosion zu bringen, vielmehr dürften diese beiden Faktoren genügen, um den Entladungsvorgang in befriedigender Weise zu erklären. Der Nesselfaden in den Cniden von *Gemmaria* ist, wie erwähnt wurde, verhältnismäßig dünn und nicht sehr lang, sodaß bereits eine geringe Volum-

verminderung der Kapsel vollkommen ausreichend sein dürfte, um das Herausschleudern des Fadens zu bewirken. Der hierfür nötige Druck kann darum sehr wohl allein durch energische Kontraktion des hochentwickelten Muskelapparates ausgeübt werden.

Mit der Histologie der Nesselzellen will ich das Kapitel über den Polypen abschließen und kann nunmehr zur Beschreibung des Geschlechtstieres übergehen.

6. Die Meduse.

Die Meduse von *Gemmaria implexa* var. neapolitana gehört zur Familie der Cladonemiden und ist in dieser großen Gruppe wiederum zur Unterfamilie der Pteronemiden zu rechnen, jener eigentümlichen Medusen, deren unverzweigte Tentakel auf ihrer abachsialen äußeren Seite mit zahlreichen gestielten Nesselbatterien besetzt sind. Die kleine Qualle gehört zweifelsohne zu den interessantesten und reizvollsten Formen, die das weite Meer beherbergt. Es ist ein Bild unvergleichlicher Schönheit, dieses zierliche Geschöpf im Leben beobachten zu können, wie es mit seinen langen, mit unzähligen blinkenden und glitzernden Nesselknöpfen besetzten Armen langsam und graziös im Wasser dahinschwebt. Alle Forscher, die je Gelegenheit hatten, eine solche Meduse zu beobachten, haben die Schönheit dieses zarten Tierorganismus bewundert und gepriesen. Schon der Name »*Gemmaria*«, den Mac Crady für die kleine Qualle 1857 prägte, weist darauf hin, daß diese Form von Anfang an größte Sympathie genossen hat (*gemma* = Edelstein).

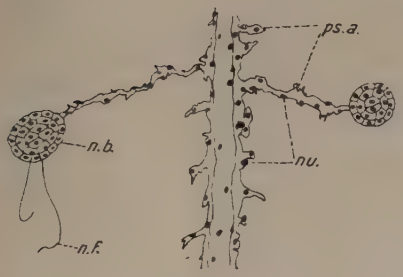
Die Meduse (Taf. IX, Fig. 18) besitzt zur Zeit der Loslösung vom Polypenköpfchen annähernd kugelige Gestalt und hat eine durchschnittliche Größe von 0,7 mm Länge und 0,8 mm Breite. Der Schirm ist wasserhell und durchscheinend und bei den jüngeren Tieren ziemlich gleichmäßig gestaltet und von mäßiger Dicke. Bei den älteren Exemplaren ändert sich die Beschaffenheit der Gallerte. Sie nimmt sehr bald im Scheitel beträchtlich an Dicke zu und verdünnt sich allmählich nach dem Glockenrande hin. Sehr oft zeigt die Umbrella vier vom distalen Pol nach dem Schirmrand außen herabziehende Längsfurchen, die je nach dem Kontraktionszustande der Meduse mehr oder minder tief in die Gallerte einschneiden. Die Glocke findet ihren Abschluß durch das schmale Velum (*ve.*), das eine weite Öffnung zum Ausströmen des Wassers offen läßt. Auf der Exumbrella ziehen vier perradial angeordnete, flaschenförmige Nesselpolster hin (*n. p.*), die uhrglasförmig vorgewölbt sind. Sie entspringen von den Marginalbulben als dünne Kanäle, erweitern sich dann allmählich und enden

nach kurzem Verlauf schließlich blind in etwa ein Drittel der Umbrellahöhe. Nach Hargitt (15) sollen die Nesselschläuche über den tentakeltragenden Bulben kräftiger entwickelt sein als über den beiden andern, der Arme entbehrenden Wülsten. Ich konnte keinen Unterschied in der Größe dieser Gebilde feststellen. Im Innern der Nesselpolster sind große ovale Cniden enthalten, die in mehreren Längsreihen angeordnet sind. Über den histologischen Bau dieser Elemente werde ich mich an andrer Stelle noch zu äußern haben. Das braun gefärbte Manubrium hat cylindrische Gestalt und hängt bis zur Hälfte der Schirmhöhe in die Glocke herab. Es besitzt überall annähernd dieselbe Stärke und trägt an seinem Ende die einfache ungelappte Mundöffnung. Im Ectoderm des Magens sind unregelmäßig verstreut zahlreiche kleinere Nesselzellen eingebettet, die sich im untern Teile zu einem schmalen Nesselring zusammenschließen, der die Mundöffnung allseitig umgibt. Im Gegensatz zu Hartlaub (19) und Browne (6) konnte ich feststellen, daß bereits die jungen, eben erst frei gewordenen Quallen Gonadenanlagen aufweisen. Diese bilden radial unterbrochene, mehr oder minder dicke Keimzellenlager, die schwach vorgewölbt sind und namentlich im oberen und mittleren Teile des Manubriums auftreten (Textfig. 16, *eiz.*). Der untere Abschnitt des Magenrohres scheint sich nicht an der Bildung der Geschlechtsprodukte zu beteiligen. Die Ovarien — um solche handelte es sich durchweg — wurden wahrscheinlich infolge ungünstiger Lebensbedingungen vielfach rückgebildet. Jedenfalls ist es mir nicht geglückt, Medusen bis zur geschlechtlichen Reife heranzuziehen. Vom oberen Pol des Magens gehen vier einfache Radiärkanäle mittlerer Breite ab, die durch einen gemeinsamen Ringkanal in Verbindung stehen (Taf. IX, Fig. 18 *r.c.*). Eine lineare Anschwellung in der Mitte der Schläuche, die durch Wucherung des Entoderms bedingt sein soll, konnte ich bei der Neapler Qualle nicht beobachten. Das Gefäßsystem besitzt vielmehr überall annähernd dasselbe Lumen, und auch die Wandstärke ist durchweg dieselbe. Die Kanäle laufen in vier kugelig gestaltete Bulben aus (*t. b.*), die des Ocellus entbehren und eine orangegelbe bis dunkelbraune Pigmentierung zeigen. Nur von zweien der Randwülste gehen Fangarme aus. Diese tentakeltragenden, opponiert

Textfig. 16.

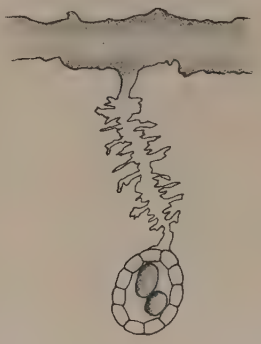
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Schnitt durch das Manubrium einer eben frei gewordenen Qualle, das wenige große Eizellen enthält. Vergr. 500. Heid.-Häm.

stehenden Bulben zeichnen sich durch ihre Größe von den beiden übrigen aus, die bedeutend kleiner sind und keine, auch nur stummelförmige Armanlage erkennen lassen (Taf. IX, Fig. 18). Die Tentakel der Meduse (*te.*) sind im ausgedehnten Zustande sehr lang und übertreffen den Durchmesser der Glocke gelegentlich um ein Mehrfaches. Sie sind auf ihrer äußeren, dem Manubrium abgewandten Seite mit zahlreichen Nesselbatterien (*n. b.*) versehen, die auf langen beweglichen Stielen sitzen (*n. st.*). Diese Behälter bestehen aus einem ovalen, allseitig geschlossenen Mantel kleiner Zellen (Textfig. 17, *n. b.*), in dessen Innerem drei bis vier eiförmig gestaltete Cniden liegen (Taf. IX, Fig. 19 *n. z.*). Flimmernde Cilien, wie sie ALLMAN für die Nesselknöpfe seiner



Textfig. 17.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Ein Stück Tentakel mit seitlich abgehenden, gestielten Nesselbatterien. Das Ectoderm zeigt eine unregelmäßige, höckerige Oberfläche (*ps.a.*). Totalpräparat. Vergr. 300. Säurecarmin.



Textfig. 18.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Nesselbatterien mit stark kontrahierten Stielen. Vergr. 720. DELAFIELDS Häm.

Gemmaria angegeben hat, konnte ich nirgends nachweisen, woraus ich schließe, daß sie der Mittelmeerform fehlen.

Die Arme der Meduse sind einer weitgehenden Formveränderung fähig und zeigen eine ganz eigenartige äußere Struktur (vgl. Textfig. 17). Das Ectoderm der Tentakel stellt kein glattes Rohr dar, sondern ist durch Vorstülpungen und pseudopodienartige Ausläufer der einzelnen Zellen völlig uneben (*ps. a.*). Auch ihr Ende ist nicht, wie ALLMAN angibt, gleichmäßig abgerundet, sondern ebenfalls in lauter feine Zipfel ausgezogen. Eine ganz ähnliche Beschaffenheit weisen die Stiele der Nesselknöpfe auf. Auch sie bilden, wie aus Textfig. 18 entnommen werden kann, namentlich in kontrahiertem Zustande diese eigentümlichen Fortsätze, die in ihrem Auftreten und Verschwinden tatsächlich an die Scheinfüßchen der Rhizopoden erinnern. Sie sind einer

geradezu erstaunlichen Ausdehnung fähig und können die Batterien 5- bis 12mal an Länge übertreffen, wobei sie ganz dünn ausgezogen werden (Taf. IX, Fig. 19). Andrerseits veranlaßt sie die geringste Störung, sich blitzartig zu kontrahieren (Textfig. 18). Hierbei nimmt die Dicke der Stiele zu, und es bilden sich unregelmäßige Ausläufer und Höcker an ihrer Oberfläche, die bald blattförmig, bald fächerartig gestaltet sein können (Textfig. 19). Sehr oft werden die Träger der Nesselbatterien auch spiralig aufgewickelt (Textfig. 19) und auf diese Weise ähnlich dem Stiel einer Vorticelle verkürzt. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß die Cnidophoren nur ausgestreckt sind, wenn die Meduse passiv im Wasser flottiert. Sobald sich die Qualle durch Muskelbewegungen ihrer Umbrella, also aktiv, vorwärts bewegt, ziehen sich sämtliche Stiele sofort zusammen, wobei sie ihre Länge bis auf einen kleinen Rest reduzieren können. Wie kommt nun diese schnelle Kontraktion zustande? Um dem Problem näherzukommen, muß ich auf die Histologie dieser eigenartigen Gebilde eingehen.

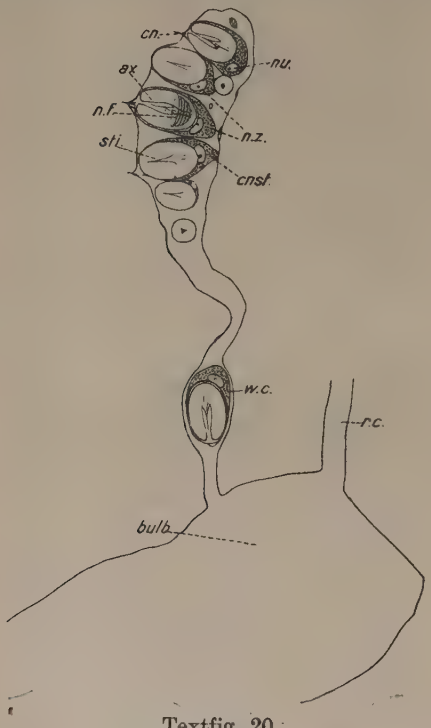
Textfig. 19.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Blattförmige Ausläufer und spiralig verkürzte Fortsätze der Nesselzellstiele. Vergr. 270. Hämalaun.

Bereits Allman (1) hat versucht, eine Erklärung für das weitgehende Ausdehnungs- und Kontraktionsvermögen der Stiele zu finden. Er hielt die Träger der Nesselbatterien, wie bereits erwähnt wurde, für pseudopodienartige Ausläufer der Granula enthaltenden Sarkode des Tentakelectoderms, das in seiner Fähigkeit sich auszudehnen und zusammenzuziehen an die Scheinfüßchen der Rhizopoden erinnern sollte. Der Forscher sieht diese Bildungen also nicht für selbständige, aus einzelnen Zellelementen aufgebaute Organe an, sondern glaubt sie vielmehr als

protoplasmatische Ausstülpungen des Ectoderms bezeichnen zu müssen. Dieser Ansicht haben sich später HARTLAUB (19) und MURBACH angeschlossen. Einen ganz eigenartigen Standpunkt nimmt HARGITT (15) ein. Wenngleich er mit ALLMAN an der »sarcodal nature of the peduncles« festhält, so glaubt er doch annehmen zu müssen, daß noch ein andrer, rein mechanischer Faktor bei der Ausdehnung der Stiele eine Rolle spielt. Er denkt sich den Vorgang folgendermaßen: »The extension of the stalk bearing the nettling organ is apparently brought by a sort of rotary or oscillatory motion of the capsule, involving a spinning-like operation, by which the thread becomes extremely delicate almost to the point of invisibility. After attaining its full extension the capsule continues its motion for a variable time, when the stem finally contracts in a way to suggest that of Vorticella though without the coiling of the stem as in the latter organism. I am declined to regard the organ as probably possessed by a tactile function«. Ich kann mich der Meinung, daß die Stiele gleichsam nur Ausläufer der Ectodermzellen seien, keinesfalls anschließen. Sie stellen vielmehr, soweit ich dies beurteilen kann, Gebilde sui generis dar, die aus mehreren Zellen zusammengesetzt sind. Freilich sind die Konturen dieser Zellen nur in seltenen Fällen deutlich zu erkennen, wohl aber kann man aus dem Vorhandensein stark tingierbarer Kerne schließen, daß an der Bildung der Stiele mehrere kleine Zellen beteiligt sind. Der Zahl der Kerne nach zu urteilen, mögen 20—30 solcher Zellen hieran teilnehmen (vgl. Textfig. 17, *nu.*). Jede Einzelzelle ist weitgehender Formveränderungen fähig und in der Lage, pseudopodienartige Fortsätze auszusenden, die die unregelmäßige äußere Struktur der Nesselkapselträger bedingen. Können die verschiedenen Stielformen nun allein durch das Vermögen der einzelnen Bauelemente, sich auszudehnen und zusammenzuziehen, in befriedigender Weise erklärt werden? Diese Frage dürfte ohne Zagen bejaht werden, wenn sich nicht Zweifel über die Geschwindigkeit derartiger Formveränderungen geltend machen würden. Für gewöhnlich gehen solche Bewegungen des Plasmas nur sehr langsam vor sich, sodaß es sicher geraume Zeit dauern würde, ehe eine so weitgehende Änderung in der Gestalt und Struktur hervorgebracht wird. Bekanntlich erfolgt die Ausdehnung der Stiele aber sehr schnell und ihre Kontraktion beim geringsten Reiz fast momentan. Sollte da doch nicht ein andrer Faktor noch bei dem Vorgang beteiligt sein? Ich untersuchte die zarten Träger nochmals eingehend daraufhin und konnte denn auch nach mehrfachen Mißerfolgen auf gut geführten Schnitten, später oft schon an aufgehellten Totalpräparaten, eine tiefblau gefärbte Faser

wahrnehmen, die den Stiel seiner ganzen Länge nach durchzog (Taf. IX, Fig. 20 *m. f.*). Diese nimmt in ausgedehntem Zustande einen schwach welligen Verlauf und ist von geringer Stärke. In kontrahierten Trägern dagegen hat sich der Faden seiner ganzen Länge nach zusammengezogen und gleichzeitig an Dicke zugenommen. Doch nicht genug damit! Ausserdem ist er spiralig zusammengeschnurrt und hat sich in mehrere, je nach dem Kontraktionsgrade der Stiele bald engere, bald weitere Windungen aufgerollt. Die Faser setzt sich übrigens in den Tentakel fort und dringt bis zur Stützlamelle vor, der sie mit fladenförmiger Basis aufsitzt (*st. b.*). Ich halte diesen Strang für einen Muskel, der bei der Kontraktion der Nesselkapselträger eine wichtige Rolle spielen dürfte. Er ist es, der in erster Linie ihre Verkürzung herbeiführt. Zweifellos fällt diesem Spiralmuskel noch eine zweite, rein mechanische Aufgabe zu, die darin gipfelt, ein Zerreißen des dünnen Bandes, durch welches die Nesselbatterien mit dem Tentakel in Verbindung stehen, nach Möglichkeit zu verhindern. Er wirkt gleichsam regulierend auf von außen angreifende Zugkräfte gefangener Beutetiere, denen er das Gleichgewicht zu halten hat. Neben dem Muskelfaden sind selbstverständlich die einzelnen Ectodermzellen der Stiele bei der Kontraktion oder Ausdehnung der Nesselkapselträger beteiligt. Immerhin möchte ich ihrer Fähigkeit, ständig die Form zu ändern, eine weit geringere Bedeutung beimessen und die Verkürzung der Stiele hauptsächlich auf ein Zusammenschnurren des achsialen Spiralmuskels zurückführen.

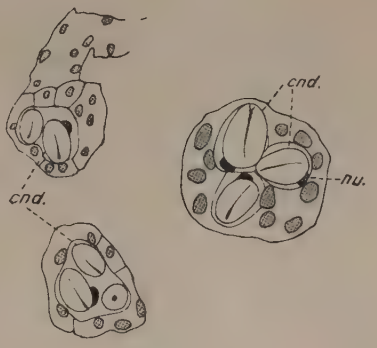


Textfig. 20.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Optischer Schnitt durch ein Nesselpolster auf der Exumbrella der Meduse. Vergr. 720. Ungefärbt.

Jetzt noch ein Wort über den histologischen Bau der exumbrellaren und tentakulären Nesselzellen!

Die Cniden in den Nesselpolstern der Exumbrella stellen hoch differenzierte Zellen dar, die alle zur Funktion wichtigen Bestandteile enthalten. Die Kapseln sind eiförmig gestaltet und haben eine durchschnittliche Größe von 0,016 mm Länge und 0,012 mm Breite (Textfig. 20). Auch sie setzen sich aus zwei verschiedenen Schichten zusammen, einer innern zarten Lage, der Propria, und der starken äußeren Sclera. Am oberen Pol des Bläschens stülpt sich die Propria nach innen ein und geht in den breiten Achsenkörper (*ax.*) über, an dessen Wandung im Innern drei äußerst kräftige Stilette sitzen (*sti.*). Der dünne Nesselfaden (*n. f.*) ist in regelmäßigen Windungen um sein achsiales Anfangsstück aufgerollt. Bei den ruhenden Nematocysten wird die Kapsel allseitig vom Plasma der Bildungszelle umgeben, das sich gelegentlich, aber durchaus nicht immer, mit einem kurzen Stiel an der Wandung des Cnidenbehälters festheften kann (*c. st.*). Dicht neben dem Öffnungspol der Nematocyste, der durch ein dreieckiges Deckelchen abgeschlossen ist, ragt das lange Cnidocil aus dem Plasma hervor (*cn*). An seiner Bildung sind eine Anzahl von Stäbchen beteiligt, die die eigentliche sensible Faser köcherartig umstellen. Der Zellkern (*nu.*) ist ziemlich groß und für gewöhnlich im untern Teile des Cnidoblasten gelegen. Weitere Differenzierungen fehlen den exumbrellaren Nesselzellen, vor allen Dingen konnten kontraktile Fasern hier nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.



Textfig. 21.

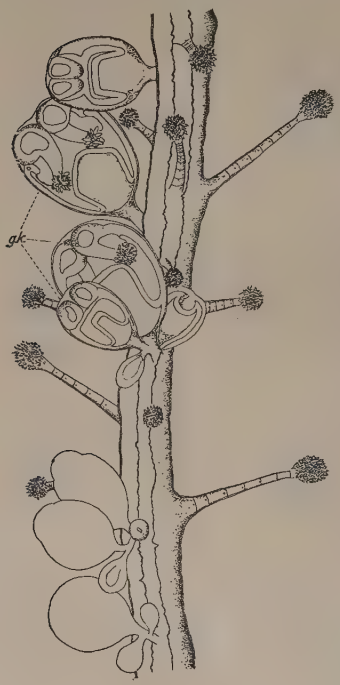
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Schnitte durch einige Cnidenbehälter, die drei bis vier sehr einfach gebaute Nesselzellen enthalten. Vergr. 1080. Heid.-Häm.

Von weit einfacherem Bau sind die Cniden in den Nesselbatterien der Tentakel. Die kleinen zierlichen Kapseln besitzen ovale Gestalt und haben eine mittlere Größe von 0,009 mm Länge und 0,005 mm Breite. In ihrem Innern liegt mehrfach aufgewickelt der lange Nesselfaden; er ist vollkommen glatt und entbehrt stets der Stilettbewaffnung (Textfig. 21). Das Nesselbläschen ist im Plasma der Bildungszelle eingebettet, die an ihrem basalen Ende den bohnenförmigen Zellkern birgt (*nu.*). Infolge des beschränkten Raumes, den die Batterien bieten, war es nötig, daß bei der Verteilung der Nematocysten äußerst sparsam verfahren wurde. So erklärt es sich, daß die

Nesselzellen dicht gedrängt angeordnet und ihre Cnidoblasten vielfach gegeneinander abgeplattet sind. Ein reizleitender Apparat ist nicht vorhanden. Auch muskulöse Elemente vermochte ich trotz Anwendung stärkster optischer Systeme nicht aufzufinden. Es ist jedoch sehr wohl möglich, daß sie lediglich wegen der Kleinheit der Cniden nicht wahrgenommen werden können.

7. Die Knospung der Geschlechtsgeneration.

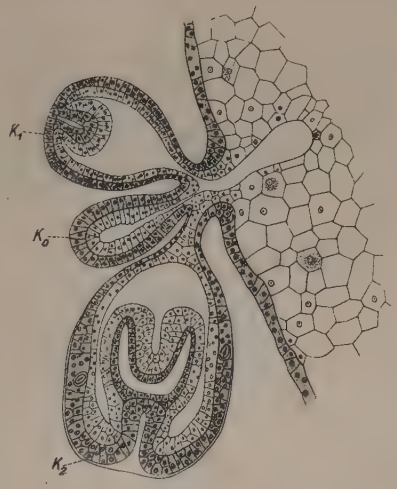
Die Knospung der Geschlechtsindividuen, zu deren Betrachtung ich jetzt übergehen will, findet während des ganzen Frühjahrs und Sommers statt. Besonders in den Monaten März bis Juni werden von den Hydranthen in reichem Maße Medusen gesprosst. Anzeichen einer Reduktion der knospenden Polypen, wie sie Allman in der geringeren Tentakelzahl und Größe der Tiere, sowie der gedrungenen Gestalt derselben zu sehen glaubte, konnte ich nicht auffinden. Im Gegenteil zeigten die größten und kräftigsten Individuen zuerst die Tendenz, Knospen zu treiben. Die kleinen Quallen entstehen also nicht an Blastostylen, sondern jeder Hydranth besitzt die Fähigkeit, Medusen hervorzubringen. Die Sexualknospen sind über den ganzen Polypenkörper verstreut und zwischen den Tentakeln, für gewöhnlich zu mehreren vereint, auf kurzen verzweigten Stielen angeordnet (Textfig. 22, *g.k.*). Oft jedoch entspringen sie auch einzeln vom Hydranthen und treten bald in den proximalen, bald in den distalen Teilen des Köpfchens auf. Durch die Stellung ihrer Medusenknospen unterscheidet sich die Neapler Species von sämtlichen nordischen Gemmarien, bei denen diese Gebilde stets einzeln am Polypen sprossen sollen. Nach Angaben von Hincks (17) und Allman (1), die durch Hartlaub bestätigt werden, sollen sie weiterhin nur im proximalen Teile des Köpfchens anzutreffen sein. Wie



Textfig. 22.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Anordnung der Geschlechtsknospen (*g.k.*) am Hydranthenköpfchen. Vergr. 60. Säurecarmin.

dem auch sei; ich glaube nicht, daß diesen Charakteren eine wichtige systematische Bedeutung beizumessen ist. Hartlaubs (19) Behauptung, daß die verstreute Stellung der Geschlechtsknospen und ihre Anordnung auf verzweigten Trägern in keiner bisherigen Beschreibung von *Gemmaria implexa* angegeben wird, besteht allerdings zu Recht und soll auch durchaus nicht bestritten werden. Ich meine nur, daß diese Merkmale gerade starken Schwankungen unterworfen sind. Habe ich doch Individuen auffinden können, wo die Medusen lediglich im proximalen Teile des Hydranthenköpfchens gesproßt wurden, während andre wiederum die verstreute Anordnung zeigten. Bei einzelnen Polypen blieben die Knospen solitär, bei den übrigen saßen sie zu einem Bündel vereinigt an verzweigten Stielen. Es läßt sich also keine scharfe Grenze in dieser Hinsicht ziehen, sondern es sind in ein und derselben Kolonie Übergänge vorhanden. Was die andern Kriterien anlangt, die Hartlaub für die Trennung der Mittelmeerform von den nordischen Vertretern ins Feld führt, so käme nur noch die abweichende Beschaffenheit der peridermalen Stielverkleidung des Hydranthen in Frage, worüber ich mich bereits an andrer Stelle geäußert habe. Ich möchte zu diesem Punkt nur noch erwähnen, daß Allman (1) das Vorhandensein von zwei perisarkalen Blättern für seine an der englischen Küste gefangenen Kolonien von *Gemmaria implexa* bestritten hat.



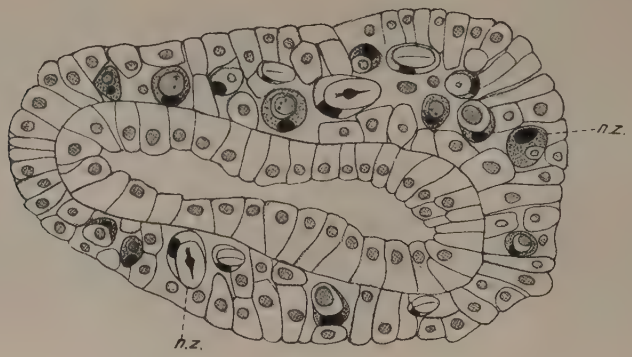
Textfig. 23.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Verschiedene Entwicklungsstadien von Medusen. Vergr. 150. Heid.-Häm.

Der Knospungsvorgang verläuft in der üblichen, normalen Weise, sodaß es sich erübrigen dürfte, hierauf einzugehen. Einige kurze Bemerkungen nur seien gestattet. Die Knospung beginnt mit einer Vorstülpung der Polypenwandung, an der beide Keimblätter, Ectoderm wie Entoderm, in gleicher Weise beteiligt sind. Nach geraumer Zeit schnürt sich das Säckchen an seinem untern, dem Hydranthen zugekehrten Ende etwas ein (Textfig. 23, *ko.*) und gibt zur Bildung eines kurzen Stieles Anlaß. Die Knospe wächst nun weiter in die Länge und

nimmt allmählich eine schön ovale, distal etwas verbreiterte Form an (k_1.). Bald werden Manubrium und Tentakel angelegt. Auffallend ist die kräftige Entwicklung der Marginalbulben. Zunächst sind die vier Wülste annähernd gleich groß und wachsen in demselben Maße. Bald jedoch stellen die zwei, späterhin der Tentakel entbehrenden Bulben ihr Wachstum ein und bleiben in der Entwicklung zugunsten der beiden andern stark zurück. Diese aber treiben zapfenförmige Fortsätze, die in die Glockenhöhle hineinwachsen und sich als fertige Tentakel aus Mangel an Platz vielfach umbiegen, sodaß sie auf einem Querschnitt durch die Knospe mehrmals getroffen werden.

Die Bildung der exumbrellaren und tentakulären Nesselzellen setzt bereits sehr früh ein und ist schon auf Entwicklungsstadien der



Textfig. 24.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Anhäufung von Nesselkapselbildungszellen und fertigen Cniden im Tentakelbulbus einer knospenden Meduse. Vergr. Oc. 1. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Meduse anzutreffen, wo sie noch gar nicht vermutet werden sollte. Die wichtigen Elemente werden zunächst im ganzen Schirmectoderm hergestellt. Besonders reichliche Mengen von ihnen finden sich gegen den Glockenrand zu angeordnet. Mit zunehmendem Wachstum der Qualle ziehen sich die Nesselkapselbildungszellen, bis auf die in den exumbrellaren Behältern zur Aufstellung kommenden Cniden, mehr und mehr nach den distalen Teilen der Knospe zurück und gelangen schließlich in die Tentakelbulben, wo sie ihrer weiteren Differenzierung und Vollendung entgegengehen (Textfig. 24 *n. z.*). Die fertigen Nematocysten wandern dann teils aktiv durch Eigenbewegung, teils passiv durch Druck- und Formveränderung der sie umgebenden Zellen auf die sich entwickelnden Arme über, indem sie stets mit ihrem basalen

Teile in der Bewegungsrichtung voranschreiten (Taf. IX, Fig. 21, *w. cn.*). Wir haben also auch bei der Meduse die interessante Erscheinung, daß die Cniden von »lokalisierten Bildungsstellen« nach ebenfalls »lokalisierten Verbrauchsstätten« wandern. Es liegt nahe zu fragen, weshalb wohl die Nesselzellen bereits im Ectoderm der Umbrella ihre Entstehung nehmen. Schon aus dem sehr frühen Auftreten ihrer Bildungszellen erhellt, daß zur Fertigstellung dieser für die Meduse so wichtigen Wehrorgane eine geraume Zeit nötig ist. Darum liegt es im ureigenen Interesse der Form, wenn diese Elemente so früh als möglich angelegt werden. Würde ihre Bildung in den relativ spät entstehenden Randwülsten oder gar erst in den Tentakeln selbst stattfinden, so dürfte die kurze Zeitspanne, die bis zur Vollendung der Meduse noch verbleibt, kaum ausreichen, um diese hoch differenzierten Waffen rechtzeitig zu liefern. Daß die Nesselzellen niemals in den Armen entstehen, geht am deutlichsten aus der Tatsache hervor, daß im Ectoderm der Tentakel keine Entwicklungsstadien von Cniden oder sonstige indifferente Zellen anzutreffen sind, aus denen sie sich bilden könnten. Nur wandernden Nematocysten begegnet man hier, die ihrem Verbrauchsort zueilen.

Die Nesselbatterien entspringen, wie gezeigt wurde, auf der dem Manubrium abgewandten Seite der Tentakel. Auch die Nesselzellen bevorzugen bei ihrer Wanderung die äußere Hälfte des Ectodermschlauches (Taf. IX, Fig. 21). Man kann namentlich an etwas weiter entwickelten Knospen sehr schön beobachten, daß die Nematocysten fast ausschließlich nur die eine Seite des ectodermalen Rohres bevölkern, wo sie in kurzen Abständen dicht aufeinander folgen. Je mehr die Meduse ihrer Vollendung entgegengeht, um so spärlicher fließt der Strom der Wandercniden, bis er schließlich ganz versiegt. Der Vorrat an gebildeten Nesselzellen wird für gewöhnlich nicht aufgebraucht; der Rest bleibt ruhig in den Randwülsten liegen und ist dazu bestimmt, die entladenen Nematocysten zu ersetzen.

Wie gestaltet sich nun die Bildung der ovalen Nesselbatterien und ihrer Stiele?

Sobald der Tentakel eine bestimmte Länge erreicht hat, beginnt das Ectoderm an seiner Außenseite zu wuchern. Es bilden sich zunächst pustelförmige Auftreibungen, die sehr bald längliche Gestalt annehmen und sich proximal einschnüren (Taf. IX, Fig. 22). Der Stiel (*st.*) ist vorerst noch ziemlich kurz, weist aber in seinem Innern bereits die kontraktile Faser (*mf.*) auf. In diese Behälter wandern die Cniden sehr früh ein, orientieren sich, indem sie die einzelnen Zellen auseinander-

drängen, und schaffen schließlich einen regelmäßig abgerundeten Innenraum, der allseitig geschlossen ist (Taf. IX, Fig. 23).

Was die Bildung der exumbrellaren Nesselpolster anbelangt, so ist dem schon Erwähnten nur noch weniges hinzuzufügen. Sie entstehen aus dem Ectoderm der Umbrella und kommen dadurch zustande, daß die an Ort und Stelle gebildeten Cniden das Zellgewebe auseinandertreiben und zur Bildung eines birnförmigen Hohlraumes Anlaß geben. Die ectodermale Decke dieser Behälter ist sehr dünn und wölbt sich flach nach außen vor, sodaß der Anschein erweckt wird, als ob diese Gebilde der Schirmoberfläche aufgekittet wären. Die verbrauchten Nematocysten werden aus den Tentakelbulben ergänzt, die durch einen feinen Kanal mit den Batterien in Verbindung stehen und ständig neue Cniden produzieren (vergleiche Textfigur 20). Ich muß hier noch mit einigen Worten auf eine Äußerung Günthers (11) eingehen, die dieser Forscher über den Ursprung und die Bedeutung jener Wehrorgane gemacht hat. Seiner Meinung nach dienen die exumbrellaren Nesselzellen nicht zum Beuteerwerb, da sie zu tief unter der Oberfläche des Körpers liegen sollen. Er sieht die Cnidenbehälter als entodermale Ausstülpungen des Ringkanales an und glaubt, daß sie den ectodermalen Nesselstreifen einer »*Zanclea*« oder »*Mnestra*« nicht homolog zu setzen sind. Was Günther zu der irrigen Ansicht geführt hat, entzieht sich meiner Beurteilung. Vielleicht haben ihn die dünnen Kanäle hierzu verleitet, durch die die Tuben mit den Bulben der Arme in Verbindung stehen. Diese Kanäle setzen sich jedoch nicht bis zum Ringgefäß fort, sondern endigen im Ectoderm des Tentakelwulstes. Ich muß daher der Ansicht, daß die exumbrellaren Nesselbatterien entodermalen Ursprungs seien, entschieden entgegentreten. Was ihre Funktion betrifft, so steht meiner Meinung nach nichts im Wege, sie für ausgezeichnete Waffen zu halten; denn der ectodermale Überzug der Polster ist von verschwindender Stärke und wird von einem hochentwickelten Cnidocil durchbohrt. Es unterliegt somit gar keinem Zweifel, daß die exumbrellaren Nesselzellen wie die normalen Cniden Wehrorgane, und zwar sehr kräftiger Natur darstellen, von deren Aktionsfähigkeit ich mich in mehreren Fällen selbst überzeugen konnte.

8. Die Bildung der Gonaden.

Die Entwicklung der Keimzellen beginnt, wie schon einmal kurz angedeutet wurde, bereits auf sehr frühen Stadien der Medusenknospung. Die Geschlechtsprodukte entstehen im Ectoderm des Manubriums und stellen längliche interradiale Anschwellungen dar (vgl. Textfig. 16,

eiz.), die sich von der Ansatzstelle des Magens bis zu etwa $^3/_4$ seiner Länge herabziehen. In Fig. 24, Taf. IX ist ein Querschnitt durch das Manubrium einer jungen Knospe gezeichnet, die noch keine Tentakelanlagen aufzuweisen hatte und doch schon die ersten Spuren der Keimzellenbildung erkennen läßt. Während das Ectoderm in den radial gelegenen Partien einschichtig ist und keinerlei Zellen enthält, die später zu Geschlechtsprodukten heranreifen könnten, kann man interradial vier Anschwellungen wahrnehmen, die durch Wucherung des Epithels hervorgerufen werden (*k. z.*). Die einzelnen Zellen liegen hier nicht mehr in einer Lage, sondern bilden mehrere Schichten, von denen die oberste epitheliale Elemente enthält, während die tieferen Keimzellen darstellen. Auf sehr frühen Entwicklungsstadien unterscheiden sich die Geschlechtszellen, wenn man von solchen überhaupt schon reden darf, kaum von den übrigen. Sie haben nahezu dieselbe Gestalt und Größe wie die gewöhnlichen Epithelzellen, und auch ihre Kerne zeigen keine besondere Beschaffenheit (Taf. IX, Fig. 24). Erst später findet eine allmähliche Differenzierung statt. Bald kann man deutlich unter dem eigentlichen Epithel kleine Eizellen mit ihrem charakteristischen Keimbläschen erkennen (Taf. IX, Fig. 25, *eiz.*). Nur ein kleiner Teil von ihnen scheint zu Eiern heranzureifen und zur Weiterentwicklung bestimmt zu sein; die übrigen dienen wahrscheinlich den im Wachstum bevorzugten Geschlechtszellen zur Nahrung. Hiermit stimmt auch die Angabe Hartlaubs (19) überein, daß die Gonade einer reifen *Gemmaria implexa* nur aus wenigen Eiern bestehen soll. Über die Entwicklung der Hoden und den Ort ihrer Entstehung kann ich leider keine Angaben machen, da die Kolonien, die ich untersuchte, durchweg weibliche Individuen produzierten.

Am Schlusse meiner Erörterungen angelangt, sei es mir gestattet, in wenigen Worten noch auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden Genera »*Gemmaria*« und »*Zanclea*« einzugehen, die in letzter Zeit vielfach identifiziert und unter dem älteren Namen *Zanclea* zusammengefaßt worden sind. Ich möchte mich — um dies vorauszunehmen — entschieden gegen die Vereinigung der beiden Arten aussprechen. Bevor ich jedoch auf die Streitfrage selbst eingehe, mögen zum besseren Verständnis einige historische Bemerkungen am Platze sein.

Das Genus »*Gemmaria*« wurde 1857 von Mac Crady aufgestellt. Unter diesem Namen werden Medusen vereinigt, die zwei opponiert stehende Arme tragen, auf deren Dorsalseite an kontraktilen Stielen Nesselbatterien sitzen. Das Manubrium ist ziemlich kurz und trägt

an seinem Ende die kleine ungelappte Mundöffnung. Es sind vier einfache Radiärkanäle vorhanden. Zu ihnen parallel laufen birnförmig gestaltete Nesselpolster auf der Umbrella hin, die vom Glockenrande ausgehen und bis zu einem Drittel der Schirmhöhe an der Glocke entlang ziehen.

Bereits ein Jahr vorher hatte Gegenbaur (10) im Golf von Messina ähnliche Medusenformen aufgefunden und unter dem Artnamen »*Zanclea*« beschrieben. Die Exemplare, die seinen Untersuchungen zugrunde lagen, besaßen jedoch stets vier Marginaltentakel mit den gleichen sekundären Anhängen und ebensoviel perradiale Nesselrippen, die sich allerdings über einen weit größern Teil der Glocke erstreckten und vom obern Pol der Meduse bis zur Basis der Arme zu verfolgen waren. Auch das Manubrium war anders gestaltet und in vier kurze orale Lappen ausgezogen. Einige Jahre später wurden die Medusen noch einmal von Keferstein und Ehlers am selben Orte aufgefunden, haben sich seitdem aber den Blicken der Forscher zu entziehen gewußt. Die Amme der eben beschriebenen »*Zanclea costata*« ist uns bis heute noch völlig unbekannt.

Wie aus den beiden kurzen Diagnosen entnommen werden kann, stimmt die *Gemmaria* Mac Cradys zweifellos in manchen Merkmalen mit Gegenbaurs *Zanclea* überein. Anderseits finden sich aber bemerkenswerte Unterschiede, die eine Trennung beider Genera unbedingt erheischen. Zunächst besitzt *Gemmaria* keine oralen Lappen am Manubrium, ferner treten nur zwei Tentakel auf, die sich im Alter nicht zu vier ergänzen. Der Hauptunterschied besteht jedoch in der Anordnung der exumbrellaren Nesselzellen. Die für *Zanclea* charakteristischen Nesselrippen fehlen sämtlichen *Gemmaria*-Medusen und sind hier, wie erwähnt wurde, durch viel kürzere, anders gestaltete Nesselpolster ersetzt. Bis heute ist die Streitfrage, ob man die beiden Genera zu einem vereinigen soll oder nicht, noch unentschieden. Die einen Forscher fassen sie unter dem älteren Namen »*Zanclea*« zusammen, die andern treten energisch für die Beibehaltung beider Nomenklaturen ein. Ich persönlich neige der letzten Auffassung zu. Solange wir nicht in der Lage sind, auch die Ammenpolypen miteinander zu vergleichen, müssen wir beide Arten aufrecht erhalten, da die Geschlechtstiere tiefgreifende Unterschiede aufweisen, die ihre Trennung zweifellos erfordern. Wenn schon jetzt der Versuch gemacht wurde, sie zu vereinigen, so ist dies meiner Ansicht nach als unberechtigt, zum mindesten für verfrüht anzusehen.

Selbst wenn wir *Gemmaria*-Medusen mit vier Tentakeln auffinden

sollten, wie es Browne (6) und Hartlaub (19) gelungen zu sein scheint, sind wir noch nicht dazu berechtigt, sie als Zancleen anzusprechen, falls sie nicht auch in den andern Merkmalen mit dieser Form übereinstimmen.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

I. Polyp.

1. Das Cönosark des Hydranthen zeigt innerhalb des Periderm-rohres verschiedene Beschaffenheit. Während das Ectoderm in den proximalen Partien des Hydrocaulus ein lockeres Gewebe ist, an dessen Bildung außer den Deckzellen noch interstitielle Zellen beteiligt sind, stellt es distal einen dichten, bedeutend niedrigeren Zellverband dar, der keine embryonalen Elemente aufweist und der Intercellularräume entbehrt.

2. Das obere Stielectoderm ist für wandernde Nesselzellen ein unüberwindliches Hindernis. Dies hat zur Folge, daß die Cniden, die im Ectoderm der mit Periderm bedeckten Weichteile der Kolonie ihre Entstehung nehmen und nach den Tentakeln des Polypenköpfchens wandern müssen, die enge Passage umgehen, indem sie kurz oberhalb ihrer Bildungsstätte die Stützlamelle durchbohren und durch das Entoderm in den Gastralraum gelangen. Ihre Bewegung erfolgt teils aktiv durch Pseudopodienbildung, teils passiv durch den Wimperschlag der Entodermzellen und die Muskelkontraktionen des Hydranthen. Die spätere Rückkehr der Nematocysten ins äußere Keimblatt geht auf umgekehrtem Wege wie sie es verlassen haben vor sich, also vom Gastralraum durch das Entoderm und die Stützmembran ins Ectoderm.

3. Die Wanderung der Nesselzellen findet nicht automatisch statt, sondern wird durch einen Reiz hervorgerufen, der wahrscheinlich durch die Explosion der Tentakelcniden oder Verletzungen ausgelöst wird. Dieser Reiz ist nicht nur die Ursache zur Bewegung überhaupt, sondern scheint den wandernden Zellelementen gleichzeitig die Richtung nach dem Ort anzugeben, wo sie gebraucht werden.

4. Alle wandernden Nematocysten stellen keine fertigen Gebilde dar, sondern entbehren zu ihrer Funktion wichtiger Bestandteile, die erst am Aufstellungsorte gebildet werden.

5. Nachdem die Cnide im Tentakelknopf angelangt ist, setzt sie sich mit der Basis ihres Cnidoblasten an der Stützlamelle fest und treibt einen langen Stiel, durch den sie an die Oberfläche des Armes befördert wird. Als letzte Differenzierung geht der reizleitende Apparat aus dem

Plasma hervor; er besteht aus einer mittleren sensiblen Faser, die wiederum von mehreren Begleitstäbchen, die lediglich Stützfunktion üben, umgeben wird.

6. Die ovalen Nesselzellen der Tentakel zeichnen sich durch einen höchst komplizierten Muskelapparat aus, der bei der Entladung der Kapsel hervorragenden Anteil nimmt. Er setzt sich aus vier oder sechs Einzelfibrillen zusammen, die vom unteren Cnidoblastenende nach dem Entladungspol des Bläschens laufen und für gewöhnlich etwas gewellt oder spiralig aufgewunden sind. Zu diesen Längsmuskeln gesellt sich noch ein zweites kontraktiles Gebilde, das Fadenknäuel oder Lasso. Es besteht aus vielen, unregelmäßig durcheinanderlaufenden Windungen, die von einem einzigen Faden gebildet werden. Nach unten zu geht es in den Cnidoblastenstiel über, durchzieht ihn seiner ganzen Länge nach und heftet sich schließlich mit breiter Basis an der Stützlamelle fest. Nach oben setzt sich das Lasso ebenfalls in einen Faden fort, der an der einen Seite der Kapsel entlang zieht und stets neben dem Entladungspol außerhalb des Bläschens endet. Im mittleren und distalen Teile des Knäuels hat der Faden homogene Beschaffenheit und läßt keine Zusammensetzung aus einzelnen Fäserchen erkennen. Nur in seinem proximalen Stielende löst er sich in feinste Fibrillen auf, die in die Stützlamelle eindringen und eine äußerst feste Verankerung des Nesselapparates bewerkstelligen.

7. Der von außen aufgenommene Reiz wird durch das Cnidocil direkt auf die Muskulatur der Cnide übertragen. Durch die energische Kontraktion der Fasern wird ein ziemlich starker Druck auf das Nesselbläschen ausgeübt, der die Explosion der Kapsel zur Folge hat. Dem Lasso kommt neben seiner Funktion als Muskel noch eine zweite, rein mechanische Aufgabe zu, die darin gipfelt, ein Herausreißen der Nesselzelle aus dem Verbande des Ectoderms durch sich wehrende Beutetiere zu verhüten. Ferner tragen stäbchenförmige Versteifungen des Cnidoblastenrandes dazu bei, die Kapsel im Plasma der Bildungszelle festzuhalten.

II. Meduse.

1. Die Knospungszone der Geschlechtstiere erstreckt sich über das ganze Köpfchen des Polypen. Die Medusen entspringen bald einzeln, bald an verzweigten Trägern zu mehreren vereint zwischen den Tentakeln des Hydranthen.

2. Die Anlage der Geschlechtsprodukte geht bereits auf sehr frühen Stadien der Medusenknospung vor sich. Die Gonaden stellen radial

unterbrochene Wucherungen des Magenectoderms dar, die viele kleine Keimzellen enthalten. Nur wenige dieser Keimzellen entwickeln sich jedoch zu Eiern, die übrigen werden von den im Wachstum bevorzugten Geschlechtszellen resorbiert.

3. Die exumbrellaren Nesselpolster der Meduse sind nicht als entodermale Ausstülpungen des Ringkanals anzusehen, sondern gehen aus dem Ectoderm der Umbrella hervor. Sie enthalten mehrere hoch differenzierte Nesselzellen, die sehr gefährliche Waffen darstellen und selbstverständlich beim Beuteerwerb Verwendung finden.

4. Die Nesselbatterien der Tentakel werden von einem allseitig geschlossenen Mantel kleiner Ectodermzellen gebildet, in dem drei bis vier einfach gebaute Cniden liegen. Sie werden von langen Stielen getragen, die ebenfalls ectodermalen Ursprungs sind und aus selbständigen Zellen bestehen, die großer Formveränderung fähig sind.

5. Die Verkürzung der Träger kommt in erster Linie durch Kontraktion eines Spiralmuskels zustande, der den Stiel seiner ganzen Länge nach durchzieht und an der Stützlamelle der Tentakel inseriert ist. Dieser muskulöse Strang trägt ferner dazu bei, ein Zerreißen des dünnen Plasmafadens nach Möglichkeit zu verhindern. Außerdem mögen die einzelnen Zellen des Stieles, die fähig sind, in weitgehendem Maße ihre Form zu ändern, bei der Ausdehnung beziehentlich Kontraktion der Träger beteiligt sein.

6. Alle Nesselzellen der sprossenden Meduse entstehen im Ectoderm der Umbrella. Mit der weitern Entwicklung der Knospe ordnen sich die späterhin in den Tentakeln zur Aufstellung kommenden, kleineren Cniden mehr und mehr im Bereiche des Glockenrandes an und wandern schließlich in die Bulben ein, wo sie ihrer Vollendung entgegengehen. Von hier aus treten sie auf die Arme über und dringen endlich in die inzwischen gebildeten Cnidenbehälter vor, wo sie sessil werden.

Nur durch die frühe Anlage der Nematocysten ist es möglich, daß die Qualle mit vollständiger Cnidenausrüstung zur Welt kommt. Würden die komplizierten Wehrorgane erst in den Tentakeln gebildet, so dürfte die kurze Zeit, die bis zur Loslösung der Meduse noch übrig bleibt, kaum ausreichen, um diese Gebilde rechtzeitig fertigzustellen.

7. Die exumbrellaren Nesselzellen entstehen da, wo sie später gebraucht werden, d. h. in den über dem untern Teile der Radiärkanäle gelegenen Ectodermpartien. Durch Auseinandertreiben der einzelnen Zellen bilden sie die charakteristischen Polster, die durch einen dünnen Kanal mit den Tentakelbulben in Verbindung stehen. In den

Randwülsten werden ständig Cniden produziert, die zum Ersatz verbrauchten Nesselzellmaterials bestimmt sind.

Wenn es mir geglückt sein sollte, die sich oft widersprechenden Angaben früherer Autoren zu klären und einige neue Beiträge zur Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte dieses interessanten Hydroiden geliefert zu haben, so dürfte der Zweck meiner Arbeit erreicht sein.

Leipzig, im Januar 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Allman, Monography of the Tubularian or Gymnoblastic Hydroids. London 1871.
2. — Notes on the Hydroida. Ann. Mag. N. H. T. XIV. 1864.
3. — Notes on the Hydroid Zoophytes. Ann. Mag. N. H. T. IV. 1859.
4. Bedot, Recherches sur les cellules urticantes. Recueil zool. Suisse. T. IV. 1888.
5. E. T. Browne, British Hydroids and Medusae. Proc. zool. soc. London 1896.
6. — Report on Medusae found in Firth of Clyde. Proc. royal soc. Edinburgh. Vol. XXV. 1905.
7. Chun, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten Zool. Anz. Jahrg. IV. 1881.
8. — Die mikroskop. Waffen der Coelenteraten. Humboldt. Bd. I. Hft. 2.
9. Duplessis, Catalogue provisoire des Hydroides Medusipares observés durant l'hiver 1879/80 à la station zoologique de Naples. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. II.
10. Gegenbaur, Versuch eines Systems d. Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857.
11. R. T. Günther, On the Structure and Affinities of Mnestra parasites Krohn, with a revision of the classification of the Cladonemidae. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903/04.
12. Hadži, Über die Nesselzellwanderung bei den Hydropolypen. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XVII. 1907—09.
13. — Über die Nesselzellverhältnisse bei den Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
14. Haeckel, System der Medusen. Jena 1879.
15. Hargitt, Notes on some Hydroidea from the Bay of Naples. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1904.
16. — A few Coelenterates of Woodshole. Biologic. Bull. Bd. XIV. 1908.
17. Hincks, A History of the Britisch Hydroid Zoophytes. London 1868.
18. Hartlaub, Die Polypen und Quallen von Stauridium productum Wright. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
19. — Craspedote Medusen. Nordisches Plancton 1907.

20. Jickeli, Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jbch. Bd. VIII. 1883.
21. Iwanzoff, Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. Soc. Nat. Moscou 1896.
22. Moebius, Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln. Abh. naturw. Ver. Hamburg 1866.
23. Motz-Kossowska, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. Arch. zoolog. expérimentale. 4. Serie. Bd. III. 1905.
24. Murbach, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. f. Nat. Gesch. Jg. 60. Bd. I. 1894.
25. K. C. Schneider, Histolog. Befunde bei Coelenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXVII. 1892.
26. — Mitteilungen über Siphonophoren I und V. Zool. Anz. Jahrg. 17. 1894 und Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XII. 1900.
27. Toppe, Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Nesselzellen der Cnidarier. Zool. Jahrb. Bd. XXIX. 1910.
28. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
29. Will, Über das Vorkommen kontraktiler Elemente in d. Nesselzellen d. Coelenteraten. Rostock 1909.
30. — Die secretor. Vorgänge bei der Nesselkapselbildung d. Coelenteraten. Rostock 1910.

Erklärung der Abbildungen[1].

Abkürzungen:

ax., Achsenkörper;
B.R., Bewegungsrichtung;
b.st., Basalstrang;
cbl., Cnidoblast;
cn., Cnidocil;
cnd., Cnide;
c.st., Cnidenstiel;
d., Deckel;
dr.ö., dreieckige Öffnung;
drz., Drüsenzelle;
ect., Ectoderm;
ect.z., ectodermale Zipfel;
e.E., ectodermale Einschnürung;
e.f., Einzelfibrillen;
eiz., Eizellen;
ent., Entoderm;
e.r., elliptischer Rand;
f.k., Fadenknäuel;
g.h., gelatinöse Hülle;
g.k., Geschlechtsknospe;
ha., Hals;
hc., Hydrocaulus;
hr., Hydrorhiza;
h.s., Hauptstolonen;
hy., Hypostom;
k., Knospe;
k.z., Keimzellen;
lm., Längsmuskeln;
mf., medianer Muskelstrang;
mfd., Mittelfaden = sensible Faser;
n., Kern;
n.b., Nesselbatterien;
nf., Nesselfaden;
nfd., Nebenfaden = Stützfaser;

[1] Alle Zeichnungen sind, sofern es nicht besonders erwähnt ist, unter Zuhilfenahme des Zeichenapparates ausgeführt worden.

n.k., Nesselknopf;
n.p., Nesselpolster;
n.s., Nebenstolonen;
n.st., Nesselkapselstiel;
n.subst., Nährsubstanz;
nu., Nucleus;
n.z., Nesselzellen;
o., Mundöffnung;
o.mf., obere Muskelfaser des Knäuels;
ö.p., Öffnungspol;
o.t., Oraltentakel;
p., Periderm;
p.b., Peridermbecher;
pl.sp., Plasmaspindel;
pr., Propria;
ps.a., pseudopodienartige Ausläufer;
r., Ringe am Periderm;
r.c., Radiärkanal;
s., Secretionszelle;
sc., Sclera;
s.h., Schutzhülle;
sple., Spirale des achsialen Stranges;
spw., Spiralwindungen;
st., Stiel;
st.b., Basis des Muskelstieles;
sti.(w.h.), Stilette;
stl., Stützlamelle;
str.v., streifenförmige Verdickungen am Entladungspol;
t.b., Tentakelbulbus;
te., Tentakel;
t.h., Tentakelhülle;
ve., Velum;
w.cn., Wandercniden;
w.z., Wimpercilien.

Tafel VIII.

Perigonimus Cidaritis Weismann.

Fig. 1. Totalpräparat eines anormal knospenden Hydranthen. Die jüngere Knospe (*j.g.k.*) sitzt unterhalb der älteren (*a.g.k.*). In Nelkenöl aufgehellt. Vergr. 65. Ungefärbt.

Fig. 2. Junge Meduse von *Perigonimus Cidaritis*. Vergr. 52. Ungefärbt.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt.

Fig. 3. Deckzellen des Ectoderms im Bereiche der Hydrorhiza. Vergr. 720. Heid.-Häm.

Fig. 4. Entodermzellen des Wurzelgeflechtes. Vergr. 720. Heid.-Häm.

Fig. 5. Entodermzellen im Bereiche des Hydrocaulus mit vereinzelten Drüsenzellen (*drz.*). Vergr. 720. Heid.-Häm.

Fig. 6. Knospender Hydranth von *Gemmaria implexa*. Totalpräparat in Nelkenöl aufgehellt. Vergr. 40. Ungefärbt.

Fig. 7. Entodermzellen aus dem Metastom des Polypen mit verschiedenen Entwicklungsstadien von Secretionszellen (*s.*). Eine Wandercnide ist zwischen zwei Zellen eingekeilt und steht im Begriffe ins Ectoderm überzutreten. Vergr. Oc. 3, Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 8. Bohnenförmige Nematocyste aus dem Stielectoderm des Polypen. Vergr. Oc. 3. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 9. Zur Wanderung fertige Nesselzellen von ovaler Gestalt mit längs verlaufenden Muskelfibrillen und dem charakteristischen Fadenknäuel ausgestattet. Letzteres ist noch nicht fertig, sondern geht seiner Vollendung erst am Aufstellungsorte der Cnide entgegen. Auch Cnidocil und Plasmastiel sind noch nicht vorhanden. Vergr. Oc. 3. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 10. Ausgeschleuderte Cnide. Der mediane Muskelstrang im Cnidoblastenstiel ist spiralig zusammengeschnurrt (*sp.w.*). Vergr. Oc. 3. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine ovale Nesselzelle von *Gemmaria implexa*. Muskulatur. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 12. Streifenförmige Verdickungen des Cnidoblastenrandes am Entladungspol der großen ovalen Nesselkapseln. In der Mitte die durch einen Deckel abgeschlossene, dreieckige Öffnung (*dr.ö.*), seitlich das Cnidocil (*cn.*) mit den es umstellenden Stützfasern. Vergr. Comp.-Oc. 18. Zeiss Apochr. 2 mm. Heidenhain-Häm. Halbschematisch.

Fig. 13. Dasselbe bei den kleineren ovalen Nematocysten. Comp.-Oc. 12. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm. Halbschematisch.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch ovale Nesselzellen von *Gemmaria implexa*. Muskulatur. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Tafel IX.

Fig. 16. Längsschnitt durch eine ovale Wandercnide von *Gemmaria implexa*. Muskulatur. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 17. Schema einer schußfertigen Nesselzelle.

Fig. 18. Meduse mit nur wenig kontrahierten Tentakeln. Vergr. 85. Ungefärbt.

Fig. 19. Nesselbatterien an den Tentakeln der Meduse mit wenig kontrahierten Stielen. Vergr. 720. Delafields Häm.

Fig. 20. Muskelfaser (*mf.*), die im Innern der Träger verläuft und an der Stützlamelle festsitzt. Vergr. Oc. 5. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 21. Wanderung der Nesselzellen (*w.c.*) und

Fig. 22 u. 23. Bildung der Cnidenbehälter. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

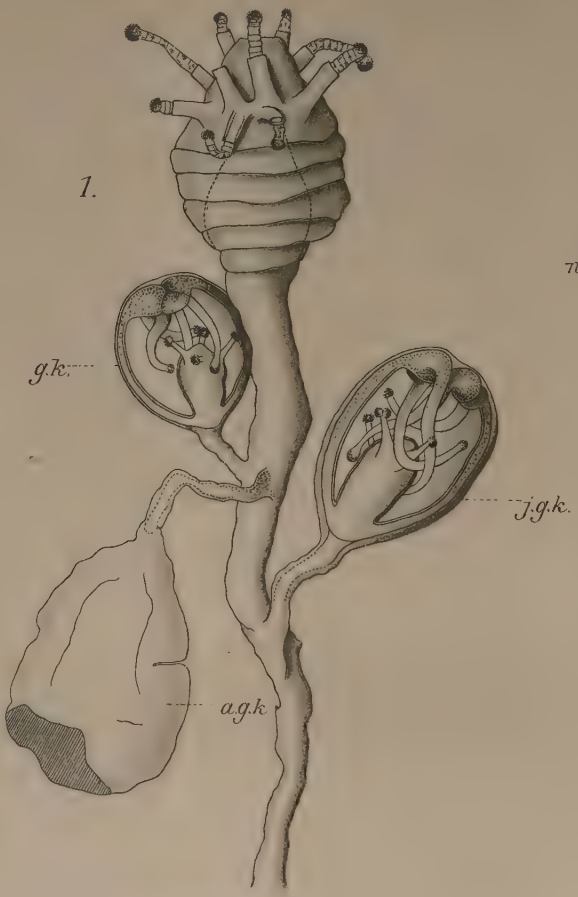
Fig. 24. Radial unterbrochene Wucherung des Magenectoderms einer jungen Geschlechtsknospe. Die obere Lage enthält epitheliale Elemente, während die tiefer gelegenen Schichten Keimzellen darstellen (*k.z.*). Vergr. 860. Heid.-Hämatoxylin.

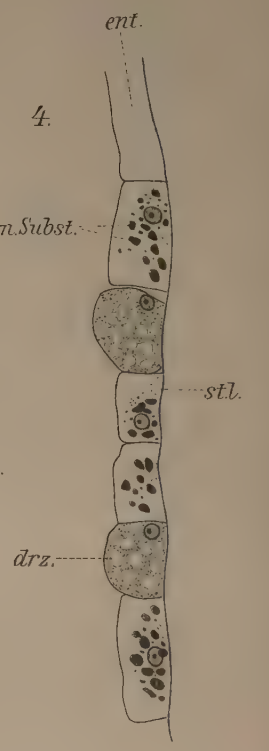
Fig. 25. Schnitt durch das Manubrium einer älteren Medusenknospe mit interradial angeordneten Eizellen (*eiz.*) im Ectoderm. Vergr. 650. Heid.-Häm.

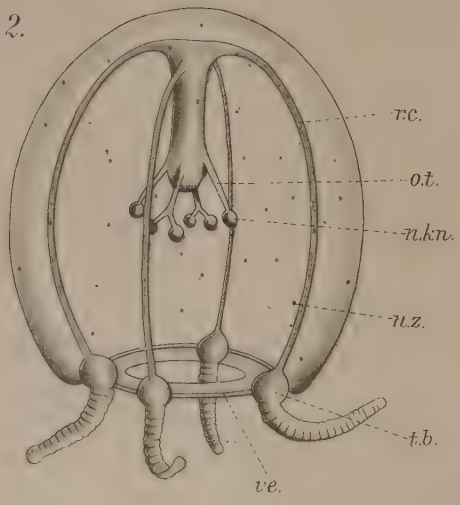
Lebenslauf.

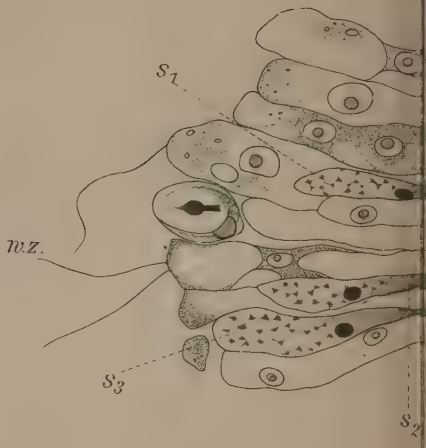
Ich, Erich Eduard Rudolf Brückner, evang.-luth. Konfession, wurde geboren in Oschatz am 9. Oktober 1888 als Sohn des praktischen Arztes, Sanitätsrat Dr. med. Rudolf Brückner. Der erste Unterricht wurde mir auf der Bürgerschule meiner Vaterstadt zuteil. Nach dem Tode meiner Eltern siedelte ich nach Leipzig über und erwarb Ostern 1906 an der III. Realschule daselbst die Berechtigung zum einjährig-freiwilligen Dienst. Ich trat nunmehr in das Städt. Realgymnasium zu Leipzig ein, das ich März 1909 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Dann bezog ich die Universität Freiburg i. Br., um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Ich wählte mir die Fächer Zoologie, Botanik, Chemie, Mineralogie und Geologie als Arbeitsgebiet und besuchte die Vorlesungen und Praktika der Herren Gattermann, Guenther, Kniep, Oltmanns, Riesenfeld, Schleip und Weismann. Nach drei Semestern kehrte ich nach Leipzig zurück, um an der dortigen Universität meine Studien fortzusetzen. Ich hörte bei den Herren Barth, Beckmann, Chun, Hempelmann, Jungmann, Krenkel, Le Blanc, Miehe, Pfeffer, Rassow, Rinne, Simroth, Spranger, Steche, Wagner, Wiener, Woltereck und Wundt. Im Wintersemester 1911/12 bewarb ich mich um ein Doktorthema aus dem Gebiete der Zoologie, zu dessen Bearbeitung sich ein längerer Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel nötig machte. Ende Juni 1912 kehrte ich aus Italien zurück, um meine Arbeit im Zoologischen Institut der Universität Leipzig zu vollenden.

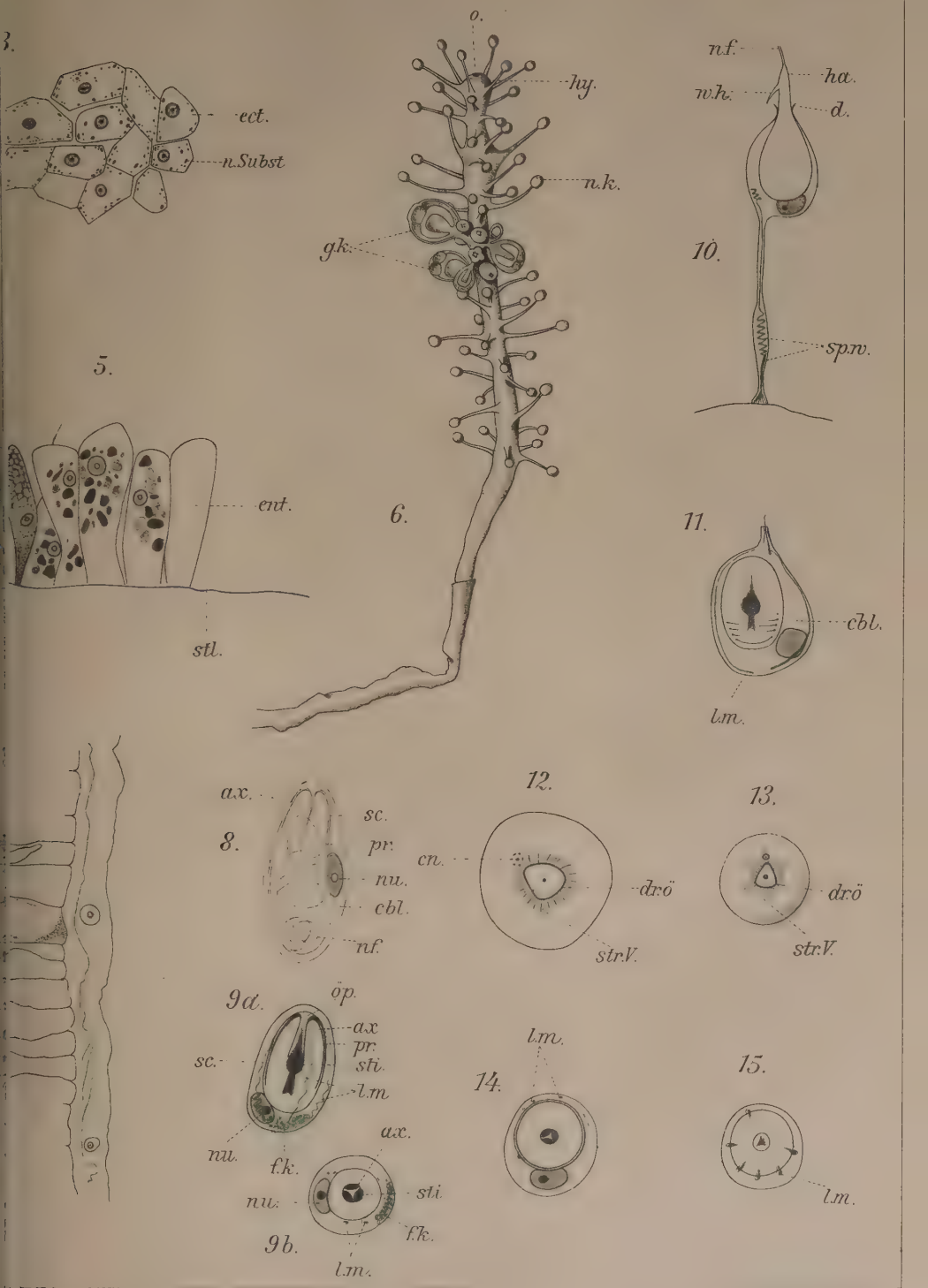
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
g.k.
j.g.k.
a.g.k


ent.
4.
n.Subst.
st.l.
drz.

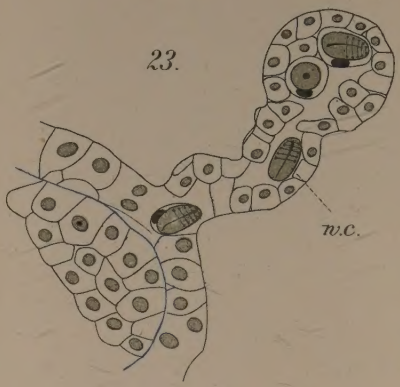

2.
r.c.
o.t.
n.kn.
n.z.
t.b.
ve.

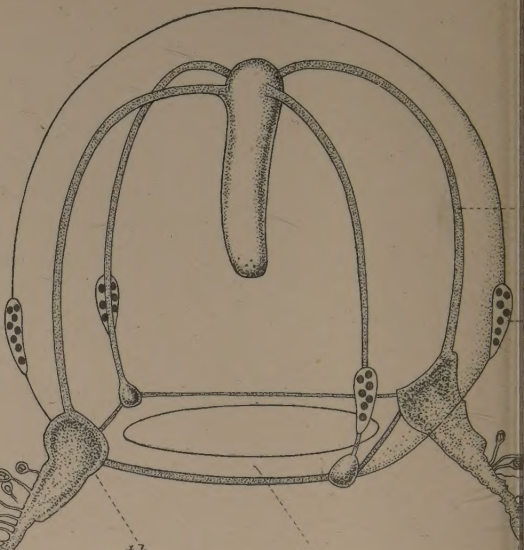

s_1
w.z.
s_3
s_2

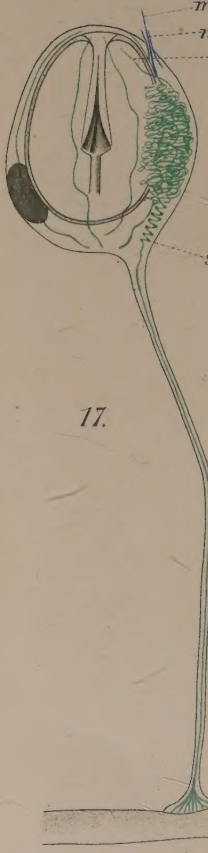


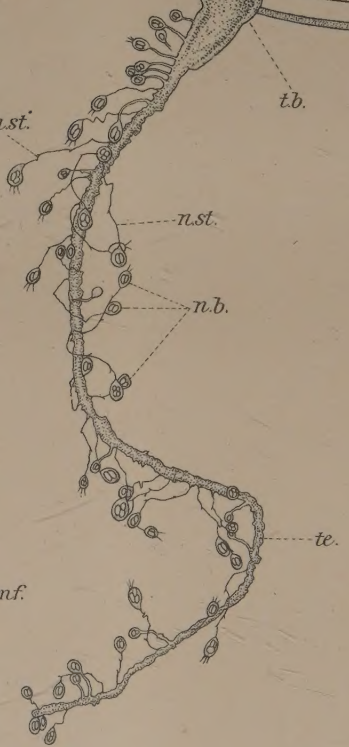
n Leipzig und Berlin.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

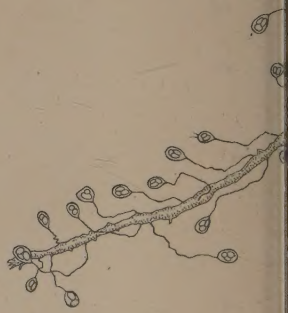


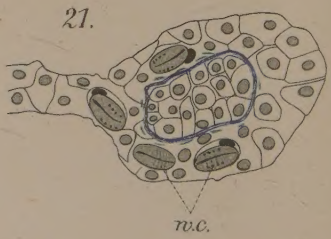


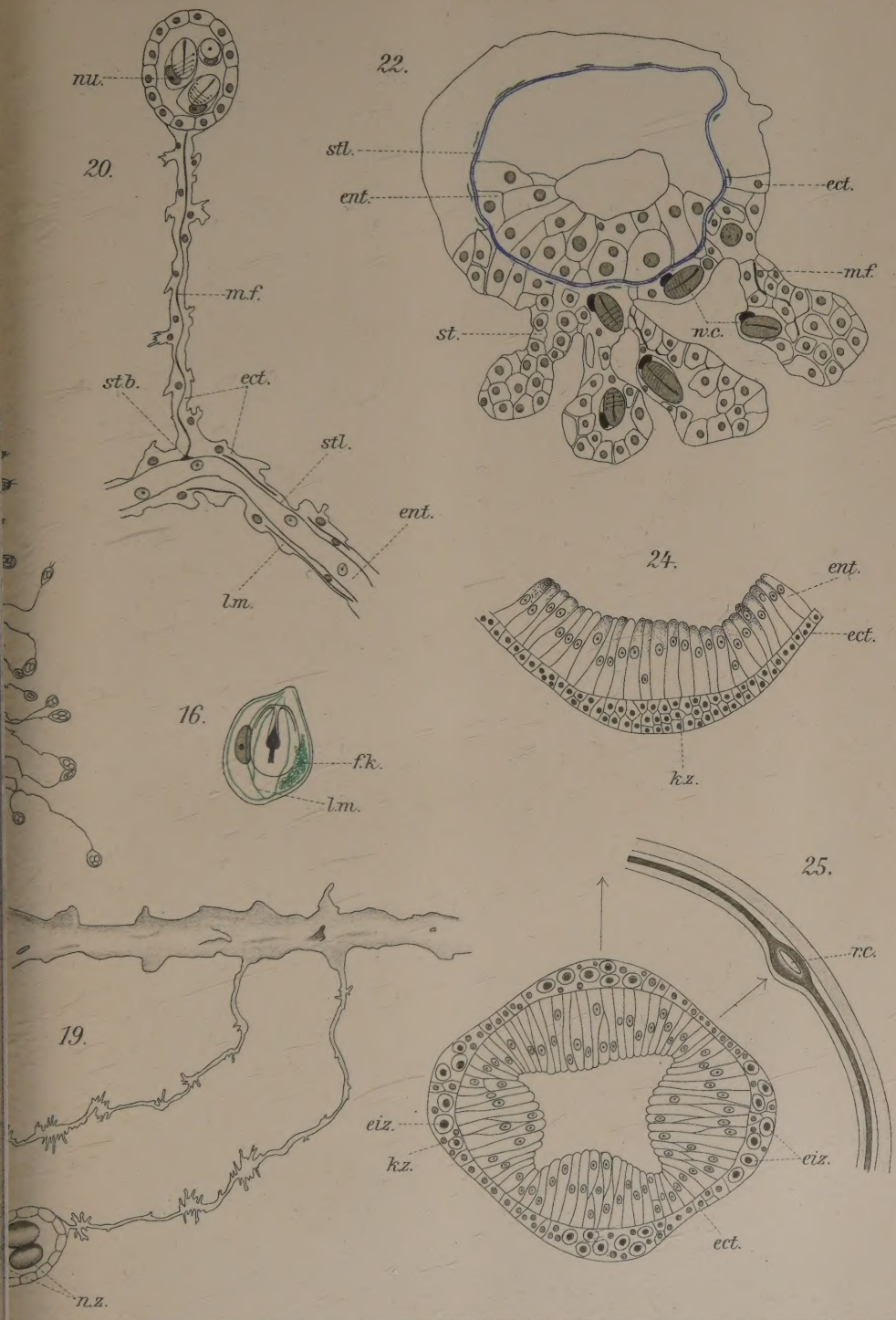




18.







n Leipzig und Berlin.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig